

Der Flug fixierter Zeisige (*Carduelis spinus* L.)
und seine Steuerung relativ zur Luft

INAUGURAL — DISSERTATION

zur
Erlangung des Doktorgrades
der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Universität Düsseldorf

vorgelegt von
Martin Woike

aus Haan

Düsseldorf 1979

Der Flug fixierter Zeisige (*Carduelis spinus* L.)

und seine Steuerung relativ zur Luft

I n a u g u r a l - D i s s e r t a t i o n

zur

Erlangung des Doktorgrades

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Universität Düsseldorf

vorgelegt von

Martin Woike

aus Haan

Düsseldorf 1979



1. Berichterstatter : Prof. Dr. M. Gewecke
2. Berichterstatter : Prof. Dr. G. Schneider

Tag der mündlichen Prüfung : 26. Juni 1979

Inhaltsverzeichnis

1.	Zusammenfassung	1
2.	Einleitung	3
3.	Material und Methoden	
3.1.	Versuchstiere	7
3.2.	Definitionen	8
3.3.	Fixierung eines Vogels für den Flug	12
3.4.	Erzeugung und Messung von Luftströmung	18
3.5.	Ausschaltung der Strömungsperzeption	28
3.6.	Messung aerodynamischer und kinematischer Flugparameter	28
3.7.	Kinematografische Registrierung des Flug- verhaltens	42
3.8.	Elektromyogramm von einem Flügelmuskel	44
3.9.	Messung der Reaktionszeit beim Senkreflex	46
4.	Ergebnisse	
4.1.	Auslösung und Dauer des fixierten Fluges	50
4.2.	Flugmuster der fixiert und der frei flie- genden Zeisige	57
4.3.	Flügelkinematik	74
4.4.	Analyse von kinematischen Flugparametern	83
4.4.1.	Flügelschlagfrequenz	86
4.4.2.	Flügelschlagwinkel	87
4.5.	Analyse der aerodynamischen Flugparameter	90
4.5.1.	Vortrieb und Flugeigengeschwindigkeit	91
4.5.2.	Auftrieb	97
4.6.	Korrelationen der kinematischen und aero- dynamischen Flugparameter	100

4.7.	Einfluß der Brustfedern auf das Flugverhalten	105
4.8.	Flügelmuskelerregung bei Luftanströmung	113
4.9.	Senkreflex	117
5.	Diskussion	
5.1.	Fixierter Vogelflug	122
5.2.	Flugparameter	126
5.3.	Bedeutung der Brustfedern als Luftströmungs-Sinnesorgan	134
6.	Literaturverzeichnis	142

Danksagung

Lebenslauf

1. Zusammenfassung

1) Zeisige werden mit Hilfe eines Geschirrs (Abb. 2) so befestigt, daß sie im turbulenzarmen Luftstrom eines nach der Eiffelschen Bauart hergestellten Windkanals (Abb. 3) bis zu 150 min fliegen. Während dieses fixierten Fluges können verschiedene Flugparameter gleichzeitig gemessen werden: Flügelschlagfrequenz, Winkelposition beider Armflügel, Auftrieb und Vortrieb bzw. Horizontalkraft (Abb. 18, 19). Die Anströmgeschwindigkeit des Windkanals wird so eingestellt, daß sich Vortrieb und Luftwiderstand der fixiert fliegenden Zeisige im Gleichgewicht befinden. Die Anströmgeschwindigkeit entspricht dann der Flugeigengeschwindigkeit.

2) Der fixierte Flug der Zeisige beginnt mit einem kontinuierlichen Flug (Abb. 10a), der nach spätestens 30 s in den Bogenflug (Abb. 10b) übergeht, bei dem im Mittel etwa 0,28 s lange Schlagintervalle mit 0,18 s langen Schlagpausen abwechseln. Nach der 1. Flugminute bleibt das Flugmuster weitgehend konstant. Bei frei fliegenden Zeisigen beträgt die mittlere Schlagintervalldauer 0,24 s, die mittlere Schlagpausendauer 0,29 s.

3) Die Flügelkinematik der fixiert fliegenden Zeisige ähnelt dem Bewegungsablauf der schlagenden Flügel von frei fliegenden Kleinvögeln (Abb. 15).

4) Die Flügelschlagfrequenz ist beim kontinuierlichen Flug am höchsten (19,9 Hz), während der Schlagintervalle des Bogenflugs liegt sie bei 18 Hz und ändert sich mit zunehmender Flugdauer nicht mehr (Abb. 20). Bei frei fliegenden Zeisigen liegt dieser Wert um 1 Hz über dem im fixierten Flug.

5) Mit zunehmender Flugdauer nimmt der mittlere maximale Flügelschlagwinkel zu (Abb. 21). Der dorsale Anteil des Flügelschlagwinkels ist hierbei größer als der ventrale (Abb. 18, 19).

6) Die Flugeigengeschwindigkeit und folglich auch der sie verursachende Vortrieb nehmen mit zunehmender Flugdauer

zu (Abb. 23).

7) Während eines jeden Flügelschlages bewegen sich frei fliegende Zeisige während der 2. Hälfte des Abschlages schneller vorwärts als während der 1. Hälfte des Abschlages und während des Aufschlages.

8) Der Auftrieb ist direkt nach dem Start größer als das Körpergewicht der Zeisige (Abb. 10a, 24). Während der Schlagintervalle des Bogenflugs ist der Auftrieb bei vielen Tieren gleich dem Körpergewicht; er bleibt im Mittel konstant (Abb. 24), sofern keine plötzlichen optischen oder akustischen Reize auf das Tier einwirken (Abb. 25).

9) Es besteht eine signifikante Korrelation zwischen Flügelschlagfrequenz und Auftrieb (Abb. 26) und zwischen mittlerem maximalem Flügelschlagwinkel und Horizontalkraft (Abb. 27) bzw. Flugeigengeschwindigkeit bei vortriebskompensiert fliegenden Zeisigen. Bei anderen Parameter-Kombinationen besteht nur in Einzelfällen ein signifikanter Zusammenhang.

10) Die Brustfedern der Zeisige wirken zusammen mit Mechanorezeptoren in der Haut als Luftströmungs-Sinnesorgan, das das Flugverhalten beeinflusst. Nach Verkleben dieser Federregion nimmt die Anzahl und Dauer der Schlagintervalle zu, die Dauer der Schlagpausen sinkt. Auftrieb und Flugeigengeschwindigkeit erhöhen sich ebenfalls (Abb. 28, 29).

11) Die Impulsfrequenz von Summenpotentialen des im Armflügel liegenden Musculus extensor metacarpi radialis longus hängt von der Luftströmungsgeschwindigkeit ab, mit der die Brustfedern angeblasen werden (Abb. 33).

12) Die Reaktionszeit beim Senkreflex nimmt bei turbulenter Anströmung der Brustregion um 15 % nach Verkleben der Brustfederregion zu. Ohne zusätzliche Luftanströmung haben die Brustfedern keinen Einfluß auf die Reaktionszeit. Das Sehvermögen der Zeisige beeinflusst die Reaktionszeit beim Senkreflex nicht; durch Zehenkontakt wird der Senkreflex unterdrückt.

2. Einleitung

Die wissenschaftliche Erforschung des Vogelflugs begann mit dem 1505 erschienenen Buch "Sul volo degli uccelli" ("Über den Flug der Vögel") von Leonardo da Vinci (Nachtigall, 1973). Die zahlreichen, bis 1943 publizierten Arbeiten über die Flugbewegungen der Vögel beruhen auf Naturbeobachtungen (z.B. Lilienthal, 1889; Lorenz, 1933) und auf der Anwendung der Fotografie und Kinematografie bei frei fliegenden Vögeln (Demoll, 1930; Stolpe und Zimmer, 1939; Zimmer, 1943) oder bei in einem Geschirr an einem Rundlauf bzw. an einer "Leine" (dünne Schläuche) fliegenden Vögeln (Marey, 1890).

Die physikalischen Grundlagen des Vogelflugs wurden erst 1937 durch Stolpe und Zimmer aufgeklärt. 1941 konnten dann v. Holst und Küchemann eine Theorie zur Aerodynamik des Schwingenfluges vorlegen. Mit Hilfe dieser Theorie gelang es v. Holst (1943), flugfähige, flügelschlagende Vogelmodelle zu bauen, die grundlegende Erkenntnisse zur Flugbiophysik lieferten.

Die Flugbewegungen der Vögel wurden weiterhin nur fotografisch bzw. kinematografisch untersucht, wenn auch mit verbesserten Aufnahmegeräten (z.B. Brown, 1953; Oehme, 1959, 1963, 1965, 1970; Pennycuick, 1968; Rüppell, 1971, 1972, 1975; Oehme und Kitzler, 1974; Norberg, 1975; Csicsáky, 1977; Withers und Timko, 1977). Die erste detaillierte kinematische Analyse eines einzigen Flügelschlages konnte Bilo (1971, 1972) beim Haussperling mit Hilfe der Hochfrequenz-Stereo-Kinematografie durchführen.

Tucker gelang es 1966, den Sauerstoffverbrauch eines im Windkanal fliegenden Wellensittichs zu messen. Hierzu wurde über den Vogelkopf eine dicht schließende Plastikmaske gestülpt, die über einen Schlauch mit dem Analysengerät verbunden war. Die Luftströmungsgeschwindigkeit des Windkanals wurde so reguliert, daß der vom Vogel erzeugte Vortrieb von seinem Luftwiderstand kompensiert wurde. Unter diesen Bedingungen flog der Vogel bis zu mehreren Stunden annähernd stationär.

Ein ortsfest fliegender Vogel liefert die beste Voraussetzung zur Untersuchung der kinematischen und aerodynamischen Parameter. Trotz verschiedener Versuche ist es bisher aber nicht gelungen, Vögel im fixierten Flug zu untersuchen (Bilo, 1969; Nachtigall, 1974). Vögel erschienen für die zur Fixierung notwendigen Manipulationen zu sensibel und flogen unter diesen Bedingungen gar nicht oder höchstens anormal (Nachtigall, 1974). Darum konnten die beim Vogelflug erzeugten aerodynamischen Kräfte bisher nicht gemessen werden.

Dagegen liegen von Insekten, die sich auf Grund ihres Exoskeletts relativ leicht an einer Flugwaage fixieren lassen und dann auch längere Zeit fliegen, Messungen von Luftkraftkomponenten vor. Solche Messungen wurden u.a. bei Fliegen (Hollick, 1940; Nachtigall, 1966; Vogel, 1966; Götz, 1968), Heuschrecken (Weis-Fogh, 1956; Jensen, 1956; Zarnack, 1972; Gewecke, 1975) und Bienen (Esch, Nachtigall und Kogge, 1975; Esch, 1976) durchgeführt.

Fliegende Tiere benötigen Sinnesorgane, die ihnen sowohl ihre Bewegung relativ zur stationären Umwelt (Flug-

grundgeschwindigkeit) als auch die Bewegung relativ zur umgebenden Luft (Flugeigengeschwindigkeit) anzeigen. Während die Fortbewegung relativ zum Untergrund z.B. von den Augen registriert wird, wird die Fluggeschwindigkeit und -richtung relativ zur Luft von Luftströmungs-Sinnesorganen erfaßt. Durch Verrechnen der Fluggrund- und Flugeigengeschwindigkeit kann das Tier seine aktive Fortbewegung durch die schlagenden Flügel von dem passiven Transport durch die Luft unterscheiden und so eine ökonomische Fluggrundgeschwindigkeit einstellen (Heran, 1969). Die Luftströmungs-Sinnesorgane sind vor allem dann wichtig, wenn dem fliegenden Tier optische Orientierungsmöglichkeiten fehlen, also z.B. beim Flug im Dunkeln, innerhalb einer Wolke, in sehr großer Höhe oder über einem weitgehend unstrukturierten Untergrund wie Meer, Steppe oder Wüste. Weitere Möglichkeiten der nichtvisuellen Orientierung, z.B. mit Hilfe von akustischen oder olfaktorischen Reizen, sollen hier nicht betrachtet werden (vergl. Griffin, 1969).

Bei Insekten konnte im fixierten Flug festgestellt werden, daß die Antennen und z.T. auch bestimmte Haarfelder am Kopf als Luftströmungs-Sinnesorgane dienen und das Flugverhalten beeinflussen (Gewecke, 1974). So übernehmen die Antennen bei Fliegen (Hollick, 1940; Burkhardt und Schneider, 1957; Gewecke, 1967), Blattläusen (Johnson, 1956), Mücken (Bässler, 1958), Bienen (Heran, 1959), Heuschrecken (Gewecke, 1972a, 1972b, 1975), Libellen (Gewecke, Heinzel und Philippen, 1974) und Schmetterlingen (Niehaus, 1976) diese Funktion, indem

sie die Strömungsgeschwindigkeit der Luft messen.

Obwohl Vögel prinzipiell die gleichen Orientierungsprobleme wie Insekten haben, konnten Sinnesorgane entsprechender Funktion bei ihnen bisher nicht nachgewiesen werden. Dies dürfte hauptsächlich darauf zurückzuführen sein, daß Vögel im Gegensatz zu den Insekten bisher nicht im fixierten Flug untersucht werden konnten.

Auf Grund von Radarbeobachtungen des nächtlichen Vogelzuges bei bedecktem Himmel wurde jedoch gefolgert, daß Singvögel die Windgeschwindigkeit messen (Bellrose, 1967) und daß sie aktiv eine bestimmte Vorzugs-Windgeschwindigkeit wählen (Schüz, 1971; Bruderer und Steidinger, 1972; Bruderer, 1977). Elektrophysiologische Ableitungen von einem Flügelnerve der Stockente ließen vermuten, daß die Herbstschen Körperchen an der Basis der Flügelfedern eine Rolle bei der Flugkontrolle spielen (Dorward, 1970; Schwartzkopff, 1973).

Es war Aufgabe der vorliegenden Arbeit, eine Methode zu entwickeln, die es gestattet, den Flug eines Kleinvogels im fixierten Zustand (fixierter Flug) zu untersuchen und die hierbei erzeugten mittleren aerodynamischen Kräfte zu messen. Unter Verwendung dieser Methode sollte außerdem nach Verhaltensäußerungen und elektrophysiologischen Hinweisen gesucht werden, die das Vorkommen von für die Flugsteuerung wichtigen Luftströmungs-Sinnesorganen belegen.

3. Material und Methoden

3.1. Versuchstiere

Als Versuchstiere dienten Zeisige (*Carduelis spinus* L.), weil sie zu den Zugvögeln gehören und deshalb längere Zeit fliegen können; außerdem sind sie als Körnerfresser relativ gut im Käfig zu halten. Die Tiere wurden während des Herbstzuges der Jahre 1975 - 1977 bei Hilden (Kreis Mettmann) gefangen. Sie befanden sich auf dem Durchzug von Skandinavien nach Mittel- und Südeuropa (Eriksson, 1970); im Rheinland sind diese Singvögel im Herbst und Winter häufig anzutreffen und leicht zu fangen.

Die Versuchstiere wurden durch Ringe der Vogelwarte Helgoland oder Farbringe individuell markiert und in eine Freiflugvoliere eingesetzt. Als Futtermittel dienten hauptsächlich trockene Sämereien (Negersaat und Waldvogelfutter), daneben auch Salat, Vogelmiere oder andere Frischkost. Neben frischem Trinkwasser benötigten die Zeisige noch "Vogelsand", um ihren Bedarf an Magensteinchen zu decken. Der Tag-Nacht-Rhythmus in der Voliere war dem natürlichen Helligkeitswechsel angepaßt. Hier, wie im Windkanallabor, betrug die Temperatur $20^{\circ}(\pm 1^{\circ}\text{C})$, die relative Luftfeuchte lag bei 45 % (± 10 %). Unter diesen Bedingungen gewöhnten sich die Zeisige schnell an die Käfighaltung. Einzelne Vögel zeigten nach einigen Monaten eine abnorme Längenzunahme von Schnabel- und Fußnagelhorn als Folge zu geringer Abnutzung. Das Zurückschneiden dieser Hornbildungen schädigte die Zeisige

nicht.

Die für die Versuchsserien benutzten Vögel wurden aus der verdunkelten Voliere unter Verwendung einer rot leuchtenden Lampe (s. Kap. 3.6.) herausgefangen. Je drei bis vier Tiere wurden in einen kleineren Käfig eingesetzt, damit sie vor dem Versuch leichter gefangen werden konnten.

3.2. Definitionen

- A Auftrieb : entgegen der Richtung des Schwerkraftvektors weisende Luftkraftkomponente (Abb. 1);
- f Flügelschlagfrequenz;
- FZ Flugzyklus: ein Flugzyklus besteht aus einem Schlagintervall (SI) und der nachfolgenden Schlagpause (SP);
- HK Horizontalkraft: Luftkraftkomponente parallel zur Projektion der Körperlängsachse auf die Horizontalebene, die bei einem fixiert fliegenden Tier, das von der Luftströmung eines Windkanals angeblasen wird, gemessen werden kann; ist der Vortrieb (V) des fliegenden Vogels mit seinem Luftwiderstand (W) im Gleichgewicht ($V - W = 0$), so beträgt die Horizontalkraft Null; ist der Vortrieb größer als der Luftwiderstand ($V > W$), so hat die Horizontalkraft einen positiven Betrag bzw. im umgekehrten Fall ($V < W$) einen negativen.

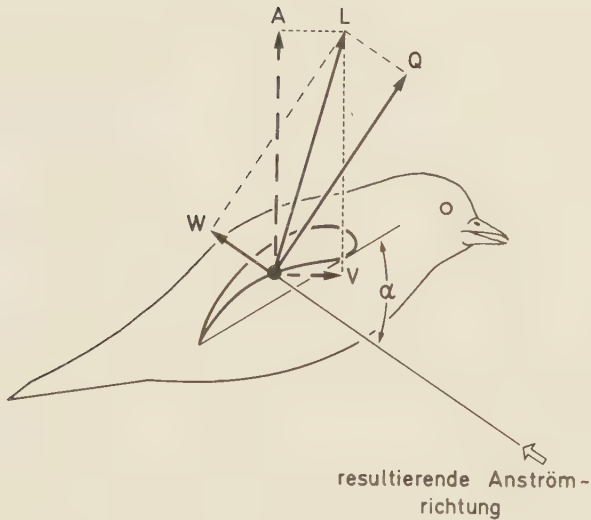


Abb. 1

Schematische Darstellung der an einem abschlagenen Flügel angreifenden Luftkräfte.

An einem unter dem Anstellwinkel (α) angeströmten schlagenden Flügel greifen der Luftwiderstand W und die Querkraft Q an. Die geometrische Summe der beiden Luftkraftkomponenten ist die resultierende Luftkraft L . Sie läßt sich in eine den Vogel hebende, senkrechte Komponente, den Auftrieb A , und eine den Vogel vorwärts bewegende, horizontale Komponente, den Vortrieb V , zerlegen.

- L resultierende Luftkraft: Resultante aller am Flügel angreifenden Luftkraftkomponenten (Abb. 1);
- n Anzahl der Ereignisse;
- N_o Normale der von den Windungsflächen umschlossenen Öffnungsfläche der Miniatur-Bewegungsdetektoren ("Spülchen");

- P Irrtumswahrscheinlichkeit (Signifikanzniveau:
5 %; $P = 0,05$);
- Q Querkraft: Luftkraftkomponente senkrecht zur
resultierenden Anströmrichtung (RV_{Are}) und
senkrecht zur Längsachse des Flügels (Abb.1);
- r Korrelationskoeffizient;
- RV_A Richtung der Anströmgeschwindigkeit (V_A);
- RV_{Are} Richtung der resultierenden Anströmgeschwindigkeit
(V_{Are});
- SI Schlagintervall: Zeitspanne, in der der Vogel
kontinuierlich mit den Flügeln schlägt;
- SP Schlagpause: Zeitspanne zwischen zwei Schlag-
intervallen (SI); dabei sind die Flügel an den
Körper angelegt;
- $s_{\bar{x}}$ mittlerer Fehler des Mittelwertes;
- V Vortrieb: nach vorn weisende Luftkraftkompo-
nente parallel zur Projektion der Körperlängs-
achse auf die Horizontalebene (Abb. 1);
- V_A Anströmgeschwindigkeit: Geschwindigkeit der durch
einen Windkanal erzeugten Luftströmung; die durch
den Flügelschlag erzeugte Luftströmung ist dabei
nicht berücksichtigt;
- V_{Are} resultierende Anströmgeschwindigkeit: Resultante
der Luftströmungs-Geschwindigkeitskomponenten:
Anströmgeschwindigkeit (V_A) und Geschwindigkeit
der durch den Flügelschlag erzeugten Luftströmung;

- W Luftwiderstand: Luftkraftkomponente in der resultierenden Anströmrichtung (RV_{Are}) (Abb. 1);
- α Anstellwinkel: Winkel zwischen der Sehne eines Flügelprofils (Profilsehne) und der resultierenden Anströmrichtung (RV_{Are}) (Abb. 1); zielt die resultierende Anströmrichtung (RV_{Are}) auf die Flügelunterseite, so ist der Winkel positiv;
- χ Körperanstellwinkel: Winkel zwischen der Horizontalebene und der Körperlängsachse (Verbindungsline Auge-Schwanzbasis); liegt der craniale Rückenbereich höher als der caudale, so ist der Winkel positiv; hier, wie bei allen anderen Winkeln zwischen einer Geraden und einer Ebene, wird stets der kleinste Winkel betrachtet;
- $\varphi_{r,l}$ Winkelposition des Armflügels: Position des rechten (r) bzw. linken (l) Armflügels, projiziert auf die senkrecht zur Geschirrstange stehende Vertikalebene; die Winkelposition ist 0° , wenn die Längsachse des Armflügels in der Horizontalebene liegt; diese 0° -Position gilt als Bezugslinie für die dorsale bzw. ventrale Flügelstellung (s. Abb. 18, 19);
- $\varphi_{(r,l)m}$ maximaler Flügelschlagwinkel: Winkel zwischen der obersten und untersten Armflügelposition des rechten (r) bzw. linken (l) Flügels innerhalb eines Flügelschlages, projiziert auf die senkrecht zur Geschirrstange stehende Vertikalebene; der Scheitelpunkt des Winkels liegt im Schultergelenk;

$\overline{\varphi}_m$ mittlerer maximaler Flügelschlagwinkel: Mittelwert der maximalen Flügelschlagwinkel des rechten (φ_{rm}) und linken (φ_{lm}) Flügels;

ψ Flügelschlagebenenwinkel: Winkel zwischen der Vertikalen und der Flügelschlagebene; die Flügelschlagebene wird aufgespannt durch die Hauptachse der bei Projektion der Flügelspitzenbahn in die Tafel Ebene (Parallelebene zur Mediosagittalebene des Vogels) entstehenden Figur und der Normalen der Tafel Ebene; verläuft die Flügelschlagebene von hinten oben nach vorn unten, so ist der Winkel positiv.

Die Definitionen wurden z.T. von Weis-Fogh (1956), Dubs (1966) und Gewecke (1972 b) übernommen.

3.3. Fixierung eines Vogels für den Flug

Um den Flug eines fixierten Insekts oder Vogels zu untersuchen, muß eine Befestigungsmethode gewählt werden, die das Tier in seiner normalen Flügelschlagbewegung nicht behindert. Diese Bedingung ist für Insekten relativ leicht zu erfüllen, da sie zumindest im Thorakalbereich ein festes, cuticuläres Exoskelett besitzen, an dem man sie mit einem geeigneten Klebemittel (z.B. Wachskolophonium) an einer Flugwaage o.ä. fixieren kann. Außerdem sind diese Tiere gegenüber Eingriffen und Verletzungen an ihrem Körper ziemlich unempfindlich.

Im Gegensatz zu den Insekten haben Vögel ein Endoskelett und ihre Körperoberfläche ist weich. Deshalb be-

sitzen sie keine zum Ankleben besonders geeigneten Körperstellen. Vögel reagieren außerdem sehr empfindlich auf alle Veränderungen an ihrem Körper und versuchen oft, sich unangenehmen äußeren Einwirkungen durch eine Schreckmauser zu entziehen (Dathe, 1955; Bilo, 1969; Nachtigall, 1974).

Versuche mit angeklebter Halterung

Trotz der geschilderten Schwierigkeiten wurde versucht, Zeisige ähnlich wie Insekten durch Ankleben an eine Halterung zu fixieren.

Von einem toten Zeisig wurden mit Knet-Ton (Plastilin) Abdrücke der Bauchform im Bereich der Crista sternalis und der Rückenform im Bereich der cranialen Brustwirbel hergestellt und mit Gips ausgegossen. Von den Gipsformen wurden mit einem Gießharz (Fellmodur) Abgüsse angefertigt, die an der Außenseite einen senkrecht zur Oberfläche stehenden Kiel trugen, über den die Halterung mit dem Gestänge der Meßapparatur verbunden werden konnte. Diese Kunstharzformen (Kontaktfläche mit dem Vogel $4 - 5 \text{ cm}^2$; Gewicht $0,8 - 1,2 \times 10^{-2} \text{ N}$) wurden drei Versuchstieren mit einem innerhalb von 10 s trocknenden Hautkleber (Schnellkleber 910 Eastman Adhesive, Serva) auf die Bauch- bzw. Rückenhaut geklebt. An diesen Stellen waren den Zeisigen vorher alle Federn entfernt worden, um zu vermeiden, daß die Vögel sich durch eine Schreckmauser von der Halterung befreien (vergl. Bilo, 1969).

Wurden die Zeisige mittels des Kunstharz-Kiels an einem Gestänge befestigt und von einem Windkanal mit 5 m/s Strömungsgeschwindigkeit angeblasen, so zeigten sie keinerlei Flugbereitschaft. Kurzes konfuses und ungerichtetes Flattern, das i. allg. weniger als eine Sekunde dauerte, konnte durch den Zehenreflex (Auslösung von Flugbewegungen durch Streichen über die Unterseite der abgespreizten Zehen, s. Kap. 4.1.) erzielt werden. Nach drei bis acht dieser Flutterflüge löste sich in allen Fällen der aufgeklebte Kunstharz-Halter, weil Teile der Epidermis abgerissen waren. Offensichtlich ist die sehr dünne Haut des Zeisigs der beim Flug entstehenden Krafteinwirkung auf die Klebefläche nicht gewachsen. Deshalb wurden diese Fixierungsversuche nach acht Versuchen eingestellt. Die abgerissene Haut regenerierte sich innerhalb weniger Tage.

Versuche mit einem Fluggeschirr

Bilo (1969) gelang es, in einem Fluggeschirr aus Wollfäden aufgehängte Fitislaubsänger (*Phylloscopus trochilus*) an einer aus einem Gummischlauch bestehenden flexiblen Aufhängung so gut zum Fliegen zu bringen, daß dies für erste dynamische Auftriebs- und Vortriebsmessungen genügt hätte. Da der Gummischlauch aber zur Kräfteübertragung auf eine Flugwaage nicht geeignet war, mußte er durch ein steifes Rohr ersetzt werden. Entsprechende Versuche mit einer starren Aufhängung schlugen jedoch fehl (Bilo,

1969).

Aufbauend auf diese von Bilo verwendete Konstruktion des Fluggeschirrs wurde eine Halterung (Abb. 2a,b) entwickelt, die bei fixiert fliegenden Kleinvögeln Kraftmessungen ermöglicht.

Die halbrunde Geschirrstange hat auf der dem Rücken des Vogels anliegenden Seite eine Auflagefläche von 26 mm x 3,3 mm. Um Rollbewegungen beim fixiert fliegenden Vogel zu unterdrücken, ist die Geschirrstange durch ein der Rückenform angepaßtes, leicht abwärts gebogenes Aluminiumblech (Länge: 7 mm; Breite: 14 mm) verbreitert. An der Geschirrstange befinden sich zwei 2 mm breite Nuten im Abstand von 17 mm. Die Nut am vorderen Ende ist 2 mm vom Stangenende entfernt, damit die Kopfbewegungen des Vogels nicht durch die Geschirrstange behindert werden. In dieser Nut ist ein Wollfaden (Fadendurchmesser etwa 4 mm) verknotet; die beiden gleich langen Enden des Fadens werden nach etwa 25 mm gekreuzt und an dieser Kreuzungsstelle vernäht. Etwa 10 mm von der Kreuzungsstelle entfernt befindet sich an den beiden Fadenenden je eine Hälfte eines Miniatur-Druckknopfes (5 mm Durchmesser, Prym). Ein zweiter gleichartiger Wollfaden ist in der Nut am hinteren Ende der Geschirrstange verknotet; seine beiden je 25 mm langen Enden tragen die anderen Hälften der Miniaturdruckknöpfe.

Da die Vögel unterschiedlich groß sind, wird jedem Versuchstier ein Fluggeschirr angepaßt. Beim Anlegen dieses Geschirrs verhalten sich die Zeisige i. allg. ruhig.

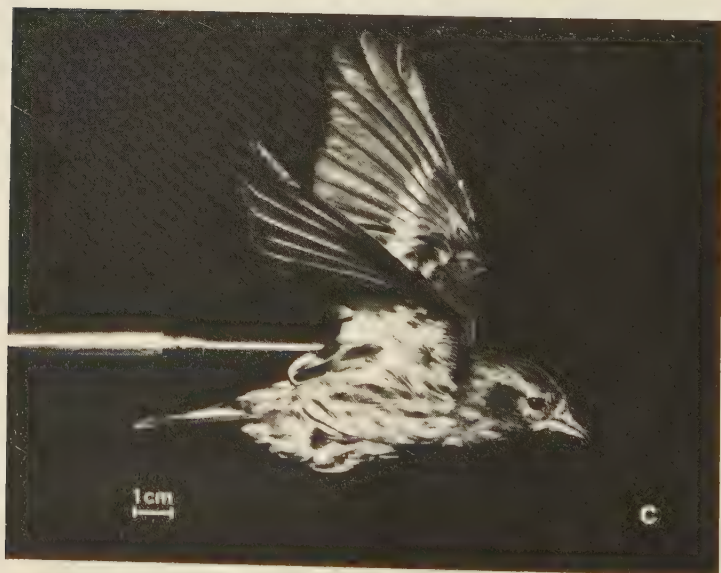
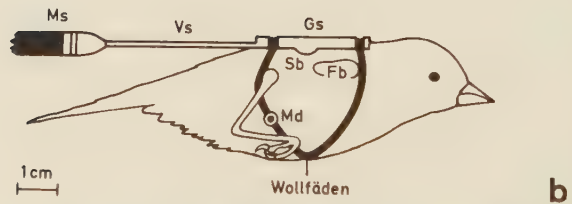


Abb. 2

Die vom vorderen Faden gebildete Schlinge wird dem Vogel über den Kopf gezogen. Die Geschirrstange liegt auf dem Rücken in der Medio-Sagittalebene des Tieres. Der rechte hintere Faden, an dessen Ende sich eine Druckknopfhälfte befindet, wird hinter dem rechten Femur auf die rechte Bauchseite geführt und mit der Druckknopfhälfte des linken vorderen Fadenendes zusammengeheftet. Entsprechend werden die beiden anderen kontralateralen Fadenenden verbunden (Abb. 2b). Um den Vogel möglichst wenig durch das Geschirr zu stören, werden die von den Wollfäden eingeklemmten Brust- und Bauchfedern hervorgezogen und über die Fäden gelegt, so daß diese nicht mehr zu sehen sind (Abb. 2c, 15). Da die Wollfäden nun direkt auf der Haut liegen, wird die natürliche Lage der meisten Federn nicht verändert.

Am schwanzseitigen Ende der Geschirrstange ist in deren Längsachse eine 5 cm lange und 2 mm dicke Verbindungsstange eingelötet, durch die das Geschirr mit der

Abb. 2

Befestigung des Zeisigs für den fixierten Flug (Seitenansicht)

- a) Fluggeschirr;
- b) Lage des Fluggeschirrs auf dem Vogelkörper;
- c) ein in normaler Flughaltung fixiert fliegender Zeisig (die Beine sind an den Körper angezogen).

Fb = Flügelbasis, Gs = Geschirrstange, K = Kreuzungsstelle der Wollfäden, Md = Miniatur-Druckknöpfe, Ms = Meßstange der Flugwaage, hN = hintere Nut in der Geschirrstange, vN = vordere Nut in der Geschirrstange, Sb = Stabilisator zur Verhinderung von Rollbewegungen, Vs = Verbindungsstange, Wf = Wollfäden des Fluggeschirrs

Meßstange der Flugwaage verbunden werden kann (Abb. 2b,c). So können bei fixiert fliegenden Zeisigen kontinuierlich die folgenden kinematischen und aerodynamischen Parameter gemessen werden: Flügelschlagfrequenz, Winkelposition beider Flügel, Auftrieb und Vortrieb oder Flugeigengeschwindigkeit.

Sämtliche Metallteile des Geschirrs bestehen aus V₂A-Stahl bzw. aus Aluminiumblech, um das den Vogel umgebende magnetische Wechselfeld möglichst wenig zu beeinflussen (s. Kap. 3.6.). Nur bei den "Fallversuchen" (Kap. 3.9.) trugen die Zeisige eine Geschirrstange aus ferromagnetischem Stahl; eine Verbindungsstange fehlte diesem Geschirr.

3.4. Erzeugung und Messung von Luftströmung

Frei fliegende Tiere erfahren stets eine durch ihre aktive Fortbewegung hervorgerufene Luftanströmung. Um diese Anströmung beim fixierten, ortsfesten Flug zu erzeugen, werden die Vögel vom Luftstrom eines Windkanals angeblasen.

Der Windkanal muß so konstruiert sein, daß einem Tier annähernd gleiche aerodynamische Bedingungen wie beim freien Flug in turbulenzarmer Luft simuliert werden. Deshalb sollte die Strömungsgeschwindigkeit (v_A) längs der Meßstrecke und über dem Meßquerschnitt konstant und der Luftstrom möglichst turbulenzarm sein.

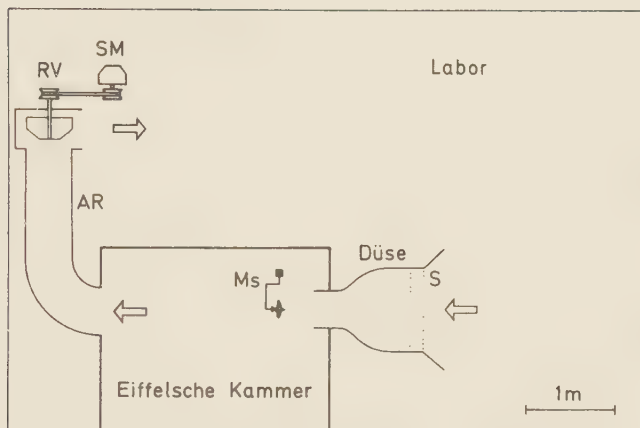


Abb. 3

Aufsicht auf den Windkanal, einen nach der Eiffelschen Bauart hergestellten Saugkanal mit offenem Luftkreislauf (Pfeile). Der Zeisig wird an der Meßstange (Ms) der Flugwaage fixiert.

AR = Ansaugrohr, RV = Radialventilator, S = Siebe zwischen Düse und Ansaugtrichter, SM = Scheibenläufermotor des Radialventilators (RV)

Bei dem hier verwendeten Saugkanal (Abb. 3) handelt es sich um ein System mit offenem Luftkreislauf nach der Eiffelschen Bauart (Dubs, 1966; Prandtl, Oswatitsch, Wieghardt, 1969). Ein Saugkanal hat gegenüber einem leistungsgleichen Druckkanal eine turbulenzärmere Strömung (Dubs, 1966), außerdem kann der Anströmwinkel (Winkel zwischen der Horizontalebene und der Richtung der Luftströmung, RV_A) durch Schwenken der Düse verändert werden. Um den Anströmwinkel bei einem Druckkanal, bei dem Gebläse, Beruhigungs-

strecke und Düse starr miteinander verbunden sind, zu variieren, muß dagegen das gesamte System geschwenkt werden.

Bei dem hier beschriebenen Kanal können Anströmwinkel zwischen $18,5^{\circ}$ (nach unten) und 25° (nach oben) eingestellt werden. Die dieser Arbeit zugrunde liegenden Versuche wurden jedoch alle bei horizontal angestellter Düse durchgeführt.

Die Form der Windkanaldüse wurde nach einer von Wille (1963) angegebenen Formel berechnet. Nach dieser Formel wurde ein Blechprofil hergestellt, mit dessen Hilfe auf einem Drehteller die Düsenform aus Gips geformt wurde. Die Düse selbst entstand durch Auftragen von glasfaserverstärktem Kunststoff auf diese Gipsform.

Der Radialventilator (Hemair, T-HLE 500) des Saugkanals (Abb. 3), durch dessen Austrittsöffnung angesaugte Luft in das Labor hineingeblasen wird, erzeugt einen Unterdruck in dem Ansaugrohr und der geschlossenen Eiffelschen Kammer. Um diesen Unterdruck auszugleichen, wird aus dem Raum vor der Kammer die fast ruhende Luft durch die Düse, deren Austrittsöffnung einen Durchmesser von 40 cm hat, angesaugt. Da der Radialventilator etwa fünf Meter von der Düse entfernt steht (Abb. 3), beeinflußt die von diesem Gebläse ausgestoßene stark turbulente Strömung den Luftstrom in der Eiffelschen Kammer kaum. Um eine gleichmäßige Geschwindigkeit im gesamten Querschnitt der Luftströmung zu erhalten und um Grobturbulenzen zu vernichten, befinden sich vor der Eintrittsöffnung der Düse

(Durchmesser 90 cm) zwei Drahtnetze mit quadratischen Maschen (Maschenweite $S_1 = 1,25$ mm; $S_2 = 2,5$ mm). An das Netz S_2 schließt sich ein Ansaugtrichter an.

Die Strömungsgeschwindigkeit der Luft (V_A) ist stufenlos zwischen 0 und 14 m/s einstellbar. Die Drehzahl des den Ventilator antreibenden Scheibenläufermotors (CEM, M 26) wird mit Hilfe eines auf der Motorachse sitzenden Tachogenerators (CEM, F 12 T) von einer 4 Quadranten-Thyristorsteuerung (wire-electronic, 104 - DZG) geregelt (Genauigkeit: $\pm 0,5$ %).

Die Zeitkonstante (τ_W) des Regelsystems für die Anströmgeschwindigkeit (V_A) liegt bei Geschwindigkeitsänderungen von 0 m/s auf 4 - 7,5 m/s bei $0,7$ s $\pm 0,1$ s. Der Anstieg der Luftströmungsgeschwindigkeit (V_A) wird durch das relativ große Trägheitsmoment des Radialventilators limitiert, denn die Zeitkonstante (τ_S) für die Regelung der Drehzahl des Scheibenläufermotors liegt unter 0,4 s. Um definierte Anströmgeschwindigkeiten (V_A) schnell vorzugeben, ist die Sollwertvorgabe durch das von Hand einzustellende Potentiometer zu ungenau. Deshalb wird hierzu an den Fremdsollwerteingang der Thyristorsteuerung über eine 16 stufige Spannungsteiler-Schaltung eine Gleichspannung angelegt. So können von 2 - 8 m/s in Schritten von 0,5 m/s und bis 10 m/s in Schritten von 1 m/s reproduzierbar definierte Anströmgeschwindigkeiten (V_A) erzeugt werden.

Die Luftströmungsverhältnisse in der Eiffelschen Kammer (Abb. 4a - c) wurden mit einem thermischen Anemometer

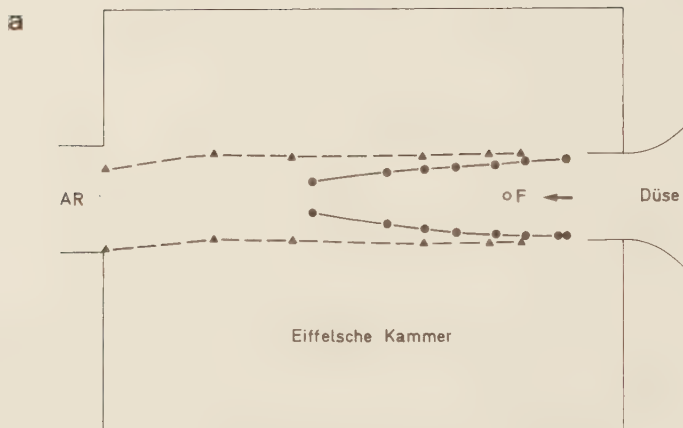


Abb. 4

Luftströmungsverhältnisse in der Eiffelschen Kammer bei horizontal angestellter Düse und einer Strömungsgeschwindigkeit von 7 m/s.

- a) Luftströmungsverlauf in der Vertikalebene, in der die Symmetrieachse der Düse liegt.
Der Bereich, in dem die vorgegebene Strömungsgeschwindigkeit von 7 m/s eingehalten wird, ist durch Kreise, die von durchgezogenen Linien verbunden sind, begrenzt. Die gestrichelte Linie verbindet die Meßpunkte (▲), an denen die Strömungsgeschwindigkeit auf 4,5 m/s abgesunken ist.
- b,c) Horizontales (b) und vertikales (c) Luftströmungsgeschwindigkeitsprofil über dem Meßquerschnitt 40 cm vor der Düsenaustrittsöffnung; im Schnittpunkt der Profilmeßstrecken liegt der Fixierungspunkt (F) des Vogels.
- d) Turbulenzgrad der Luft in der Strömungsrichtung (Tu_x) in Abhängigkeit von der Anströmgeschwindigkeit 35 cm vor der Düsenaustrittsöffnung gemessen.

AR = Ansaugrohr

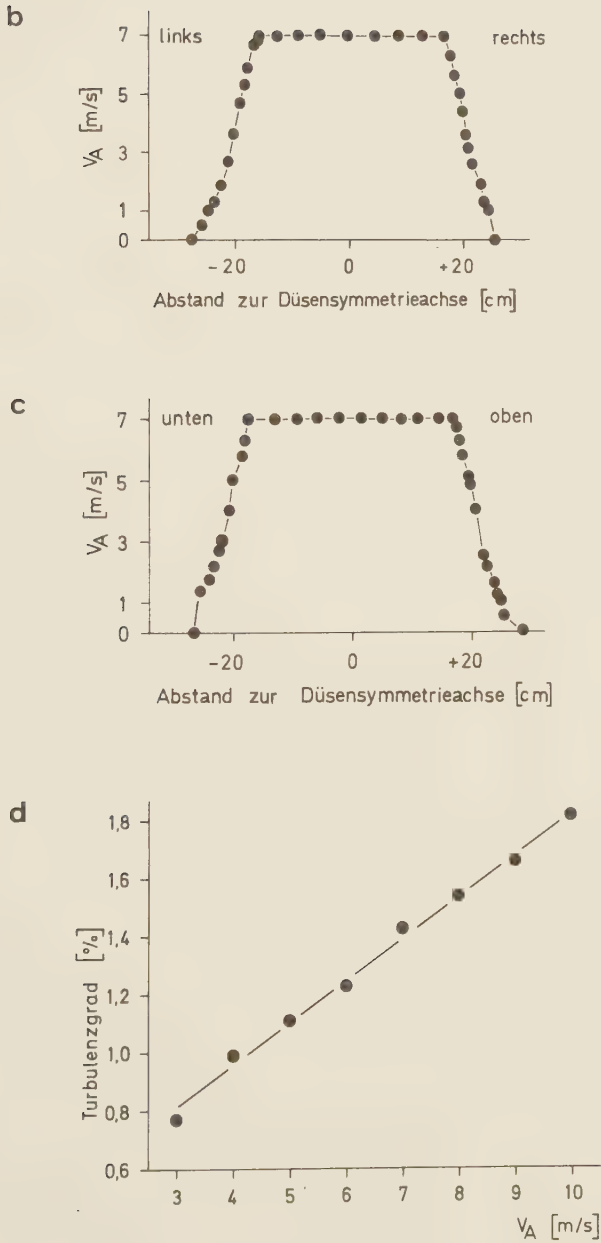


Abb. 4

(Lambrecht 641 bN) ermittelt. Abb. 4a zeigt den Strömungsverlauf in der Vertikalebene, in der die Symmetrieachse der Düse liegt. Der Bereich, in dem die vorgegebene Strömungsgeschwindigkeit (V_A) von 7 m/s konstant bleibt (äußere Grenze: Kreise von durchgezogener Linie verbunden), verjüngt sich mit zunehmender Entfernung von der Düse. Hierfür dürften vor allem die auftretenden Reibungskräfte zwischen den Luftschichten im Strömungsrandbereich verantwortlich sein.

Den Verlauf der Luftströmung in der Eiffelschen Kammer zeigt die gestrichelte Linie in Abb. 4a. Sie verbindet die Meßpunkte, die bei einer Strömungsgeschwindigkeit (V_A) von 7 m/s am Punkt F einer auf 4,5 m/s abgesunkenen Luftströmungsgeschwindigkeit (V_A) entsprechen. Bis auf die Meßpunkte in der Ansaugöffnung (AR) liegen die oberen bzw. unteren Meßpunkte jeweils annähernd auf einer Geraden; der Luftstrom wird also fast geradlinig durch die Eiffelsche Kammer gesaugt. Das leichte Abknicken der Strömung vor der Ansaugöffnung könnte durch eine unterschiedliche Ansaugleistung des Radialventilators im oberen und unteren Teil des Ansaugrohres bedingt sein.

Die Abb. 4b und 4c zeigen das bei einer Strömungsgeschwindigkeit (V_A) von 7 m/s 40 cm von der Düsenaustrittsöffnung entfernt gemessene horizontale und vertikale Geschwindigkeitsprofil über dem Meßquerschnitt; im Schnittpunkt der Profilmeßstrecken liegt der Fixierungspunkt (F) des Vogels. Die Profile sind ähnlich; der Bereich gleicher Strömungsgeschwindigkeit (V_A) hat

eine Ausdehnung von 32,5 cm in der Horizontalen und 34,5 cm in der Vertikalen. Da die Flügelspannweite eines Zeisigs 20 - 22 cm beträgt und der Vogel im Mittelpunkt des Raumes fixiert ist, in dem die Strömungsgeschwindigkeit konstant ist (Abb. 4a), besteht auch bei maximal gestreckten Flügeln (Abschlagsphase, s. Kap. 4.3.) noch eine etwa 5 cm breite Zone zwischen der Flügelspitze und dem Beginn der Zone, in der die Strömungsgeschwindigkeit (V_A) abfällt.

Die wichtigsten Voraussetzungen für einen guten Windkanal sind also erfüllt: konstante Luftströmungsgeschwindigkeit (V_A) über dem Meßquerschnitt und längs der Düsen-symmetrieachse im Meßbereich (Nachtigall, 1966).

Der Turbulenzgrad (Tu) des Windkanals in der Strömungsrichtung (x) wurde mit einem Konstant-Temperatur-Hitzdraht-Anemometer mit Linearisierung (ASM - 1, Teltron) bestimmt. Als Meßfühler diente eine Wolframdraht-Sonde (5 μ m Drahtdurchmesser, Typ 55 A 53, DISA). Bis zu 1 KHz war eine konstante Antwort dieses Systems auf Strömungsschwankungen gleicher Amplitude festzustellen, selbst hochfrequente Strömungsschwankungen (über 10 KHz) konnten mit diesem System noch gemessen werden (Heinzel, 1978). Die Eichung des Anemometers erfolgte mit einem Prandtl'schen Staurohr (Thies, 3030), das mit einem Mikromanometer nach Recknagel (Thies, 3055) verbunden war. Die Eichung zeigte eine lineare Abhängigkeit der Thermistor-spannung von der Anströmgeschwindigkeit (bei $V_A = 2 - 10$ m/s).

Der Meßfühler befand sich 35 cm vor der Düsenaustrittsöffnung, also 5 cm vor dem Fixierungspunkt (F) des Zeisigs. An dieser Stelle haben die an der Meßstange entstehenden Turbulenzen keinen Einfluß auf die Messung. Der Turbulenzgrad (Tu_x) ergibt sich zu

$$Tu_x = \frac{\sqrt{\overline{\Delta V_A^2}}}{V_A} \quad (\text{Dubs, 1966})$$

Hierbei bedeuten:

V_A = mittlere Anströmgeschwindigkeit (m/s);

ΔV_A = Abweichung in m/s von der mittleren Geschwindigkeit V_A in einem bestimmten Augenblick;

$\overline{\Delta V_A^2}$ = Mittelwert der Abweichungsquadrate; eine $\sqrt{\overline{\Delta V_A^2}}$ proportionale Spannung wurde von einem True RMS-Voltmeter (Datron 1030E, Frequenzbereich: 1 Hz - 100 KHz) direkt angezeigt.

Abb. 4d zeigt die Abhängigkeit des Turbulenzgrades (Tu_x) von der Luftströmungsgeschwindigkeit (V_A). Von 0,8 % bei 3 m/s steigt der Turbulenzgrad linear bis auf 1,8 % bei 10 m/s an. Im folgenden wird diese Luftströmung als turbulenzarm bezeichnet.

Die Geschwindigkeit (V_A) der vom Windkanal erzeugten Luftströmung wurde während der Versuche kontinuierlich mit einem Thermistor (Fenwal BC 32 L 1) gemessen, der mit Brücken-, Verstärker- und Linearisierungsschaltung versehen war (Philippen, 1975); der Meßfühler befand sich am unteren Düsenrand. Die in Abhängigkeit von der Luftströmungsgeschwindigkeit (V_A)

am Linearisator anliegende Ausgangsspannung wurde auf die am Fixierungspunkt (F) herrschende Luftströmungsgeschwindigkeit (ermittelt mit Staurohr und Mikromanometer, s.o.) geeicht. Es ergab sich eine lineare Abhängigkeit der Thermistorspannung von der Anströmgeschwindigkeit am Fixierungspunkt (bei $V_A \geq 2$ m/s). Da die obere Grenzfrequenz dieses Thermistor-Anemometers bei 60 Hz lag, wurde es auch zur Messung der durch den Flügelschlag erzeugten Luftströmung (Flügelschlagwind) verwendet.

Um einzelne Federpartien der Zeisige mit einer stark turbulenten Luftströmung ($Tu_x > 30$ %) anzublasen, wurde aus einem Schlauch (Innendurchmesser 8 mm) strömende Preßluft benutzt. Ihre Strömungsgeschwindigkeit betrug 8 - 16 m/s.

Für die elektrophysiologischen Versuche und bei der Registrierung der Brustfederauslenkung in Abhängigkeit von der Anströmgeschwindigkeit (V_A) wurde ein Freistrah-Windkanal mit offener Meßstrecke verwendet, dessen Düsenaustrittsöffnung 4 cm betrug und dessen Luftströmungsgeschwindigkeit zwischen 0 und 7 m/s stufenlos einstellbar war. Außerdem konnte bei diesem Kanal die Anströmgeschwindigkeit (V_A) im Frequenzbereich von 15 bis 150 Hz sinusförmig moduliert werden (Bau: s. Heinzel, 1978). Diese Strömungsmodulationen wurden benötigt, um festzustellen, ob die Brustfedern in der Frequenz des Flügelschlagwindes mitschwingen.

3.5. Ausschaltung der Strömungsperzeption

Um die Federn der Brustregion in einer bestimmten Lage zu fixieren und um deren Schwingungsverhalten zu verändern, wurden diese Federn bei einigen fliegenden Zeisigen mit einem Acrylsäureester (Flint, Tegal München) besprüht. Hierdurch legte sich eine künstliche Haut von etwa 20 μ m Dicke über die gesamte äußere Oberfläche der Brustfederregion; die Federn wurden dadurch annähernd in der Lage festgelegt, die sie zum Zeitpunkt des Einsprühens hatten.

In ergänzenden Experimenten wurde die Funktion der Brustfederregion als Sinnesorgan durch subcutane Injektion eines Lokalanaestheticums ausgeschaltet. Es wurde dort 0,1 ml einer 1 % Lidocain-Lösung injiziert; Lidocain blockiert in seinem Einwirkungsgebiet die Na-Permeabilität und macht dadurch diese Region für etwa 1 Stunde unerregbar.

3.6. Messung aerodynamischer und kinematischer Flugparameter

Der Flug der fixierten Zeisige wurde mit einer Apparatur (Abb. 5) untersucht, die es gestattete, die erzeugten mittleren aerodynamischen Kräfte mit Hilfe von mechanoelektrischen Transducern zu messen (vergl. Gewecke, 1975).

Die Vögel wurden 40 cm vor der Austrittsöffnung der Düse mittels des Fluggeschirrs an der 6 mm dicken, dreh-

runden Aluminium-Meßstange der Flugwaage so fixiert, daß sie in die Düse blickten (Abb. 3, 5). Die horizontal liegende Meßstange, deren Form Abb. 5 zeigt, war in einer Stativmaterial-Klemme befestigt. Um bei Luftanströmung eine Auslenkung der Meßstange zu vermeiden, befand sich um das senkrecht zur Strömungsrichtung verlaufende Meßstangenteilstück ein stromlinienförmig gebogener Windschutz.

Die von einem fixiert fliegenden Zeisig vertikal und horizontal (hier wird stets die parallel zur Geschirrstange wirkende Kraft betrachtet) erzeugten Luftkräfte wurden über das Fluggeschirr auf die Meßstange übertragen und von zwei annähernd isometrisch arbeitenden senkrecht zueinander befestigten Transducern (Zug- und Druckkraftaufnehmer, $Q_{11/50}$ und $Q_{11/10}$, Hottinger-Baldwin-Meßtechnik) gemessen. Der vertikale Transducer registrierte den mittleren Auftrieb und der horizontale den mittleren Vortrieb. Diese beiden Transducer waren über je einen 0,1 mm dicken und etwa 1 cm langen V_2A -Stahldraht 4 cm neben der Befestigungsklemme mit der Meßstange verbunden (Abb. 5). Die Stahldrähte mußten möglichst kurz sein, damit die Meßsignale nicht durch temperaturbedingte Längenänderungen der Drähte verfälscht wurden.

Durch den während des Fluges erzeugten Auftrieb (A, Abb. 1) wurde die Aluminium-Meßstange ein wenig nach oben bewegt (bei 0,2 N Krafteinwirkung wurde die Spitze der Meßstange um 1,6 mm ausgelenkt), durch den erzeugten Vortrieb (V, Abb. 1) dagegen leicht nach vorn. Diese beiden mechanischen Eingangsgrößen (Stangenauslenkung) wandelten die

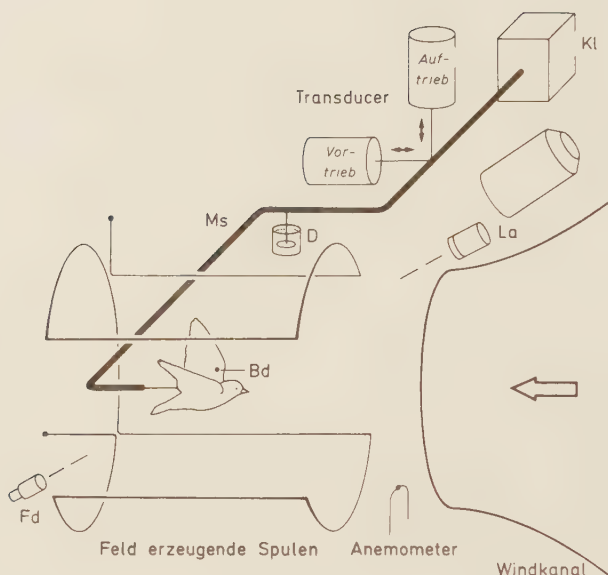


Abb. 5

Versuchsanordnung zur Messung von fünf Flugparametern bei fixiert fliegenden Zeisigen:

Flügelerschlagfrequenz und Flügelerschlagwinkel jedes Flügels werden mit Hilfe von Miniatur-Bewegungsdetektoren (Bd), die sich in einem hochfrequenten Magnetfeld befinden, ermittelt. Die Flügelerschlagfrequenz wird außerdem mit Hilfe einer Lichtschranke erfaßt. Auftrieb und Vortrieb bzw. Horizontalkraft werden mit isometrisch arbeitenden Transducern gemessen; die Flugeigengeschwindigkeit, die der Anströmgeschwindigkeit (V_A) entspricht, wenn der Luftwiderstand des Vogels durch den Vortrieb kompensiert wird, wird mit einem Thermistor-Anemometer registriert.

D = Siliconöl-Dämpfung, Fd = Fotodiode, Kl = Klemme zur Befestigung der Meßstange, La = Lampe, Ms = Meßstange der Flugwaage

jeweiligen Transducer durch Modulation einer Trägerfrequenz in ein elektrisches Signal um. Über je einen Meßkonverter (MC-1, Hottinger-Baldwin-Meßtechnik) und je einen Tiefpass (obere Grenzfrequenz 4,6 Hz), der zur Glättung des Meßsignals diente, wurden die Signale auf ein Oszilloskop (Tektronix 5103 N) gegeben und anschließend von einem Magnetbandgerät (Bell & Howell, VR 3200) aufgezeichnet.

Selbst wenn an der Flugwaage nur Auftriebskräfte angriffen, wurde durch die vertikale Auslenkung der Meßstange auch das Vortriebssignal leicht beeinflusst, weil sich die Entfernung Meßstange-Vortriebstransducer veränderte. Da im Bereich der hier zu messenden Kräfte diese Beeinflussung des Vortriebssignals linear von der einwirkenden Auftriebskraft abhing, war die Ermittlung der beiden Luftkräfte unabhängig voneinander mit Hilfe einer Additionsschaltung möglich.

Der Auftriebstransducer wurde mit Gewichtsstücken von 0,049 - 0,49 N in Schwerkraftichtung und entgegengesetzt geeicht. Der Vortriebstransducer wurde entsprechend geeicht, nur wurden die Gewichte hier an einen am Fixierungspunkt des Vogels befestigten Draht (50 μ m Durchmesser) angehängt, der über eine Rolle nach unten gelenkt war. Die Ausgangsspannung beider Transducer war proportional der jeweils einwirkenden Kraft.

Flog der Zeisig in der Luftströmung des Windkanals, so war dem Vortrieb (V) des Vogels sein Luftwiderstand (W) entgegengerichtet; die nun zu messende Kraft

war die Horizontalkraft ($H = V - W$). Durch Veränderung der Luftströmungsgeschwindigkeit und damit des Luftwiderstandes war es möglich, während der Schlagintervalle diese beiden Kräfte ins Gleichgewicht zu bringen, die Horizontalkraft war dann Null. Nun entsprach die Luftströmungsgeschwindigkeit der Flugeigengeschwindigkeit des Vogels, der Vogel flog "vortriebskompensiert".

Unerwünschte Schwingungen der Meßstange konnten durch eine Silikonöl-Dämpfung (Öl-Viskosität: 10000 cSt) weitgehend unterdrückt werden (Abb. 5). Die Zeitkonstante (τ_m) des Systems Meßstange-Transducer betrug bei Krafteinwirkung bis 0,3 N maximal 35 ms.

Bei den fixiert fliegenden Zeisigen wurden neben den aerodynamischen Parametern Auftrieb (A) und Vortrieb (V) die kinematischen Parameter Flügelschlagfrequenz (f) und Winkelposition beider Armflügel (φ_r, φ_l : projiziert in eine zur Geschirrstange senkrechte Vertikalebene) kontinuierlich registriert.

Die Flügelschlagfrequenz wurde mit Hilfe einer Lichtschranke gemessen (Abb. 5). Der auf eine Fotodiode (Philips APY 13) fallende rote Lichtstrahl wurde durch den schlagenden Flügel eines Zeisigs periodisch unterbrochen. Die so entstehenden Spannungsschwankungen wurden verstärkt und auf Magnetband aufgezeichnet.

Die Winkelposition (φ) der beiden Armflügel wurde durch Miniatur-Bewegungsdetektoren erfaßt, die von Koch (1977) zur Untersuchung der Flügelbewegung bei Heuschrecken entwickelt wurden. Die hier verwendeten Bewegungsdetektoren waren quaderförmige Spülchen (Maße:

3 mm x 4 mm x 1 mm; die 1mm breiten Wicklungsflächen umschlossen die $3 \times 4 \text{ mm}^2$ große Öffnungsfläche. Die Spülchen befanden sich in einem homogenen, hochfrequenten Magnetfeld, dessen Feldlinien vertikal verliefen. Das Magnetfeld entstand zwischen zwei sattelförmig gebogenen Spulen (Grundfläche $40 \times 40 \text{ cm}^2$) aus einer Kupferdrahtwindung (Drahtdurchmesser: 2,7 mm), deren parallele Seitenkanten 30 cm voneinander entfernt waren (Abb. 5). Diese felderzeugenden Spulen wurden von einem sich mit 50 KHz sinusförmig ändernden Wechselstrom durchflossen, dessen Effektivstromstärke 4,4 A betrug. Sie wurde mit Hilfe eines Stromverstärkers (Bau: W. Müller, Elektronische Werkstatt des Instituts) erzielt, der den vom Sinusgenerator (Feedback, FG 600) gelieferten Strom etwa um das 100 fache verstärkte.

Mit der Frequenz des magnetischen Wechselfeldes wird in den Spülchen eine Wechselspannung induziert. In dem hier vorliegenden homogenen Magnetfeld ändert sie sich bei Translationsbewegungen des Spülchens und bei dessen Rotation um die Vertikale nicht, da der magnetische Fluß durch das Spülchen gleich bleibt. Bei Drehung der auf der Spülchenöffnungsfläche stehenden Normalen (N_g) um die in der Horizontalebene liegenden, senkrecht aufeinander stehenden Längs- und Querachsen (die Längsachse ist eine Parallele der Geschirrstange) ändert sich dagegen die induzierte Spannung; diese Spannungsänderung hängt von der jeweiligen Spülchenposition ab.

Je ein Spülchen (Gewicht: $1,9 \times 10^{-4} \text{ N}$; 80 Windungen)

a



b

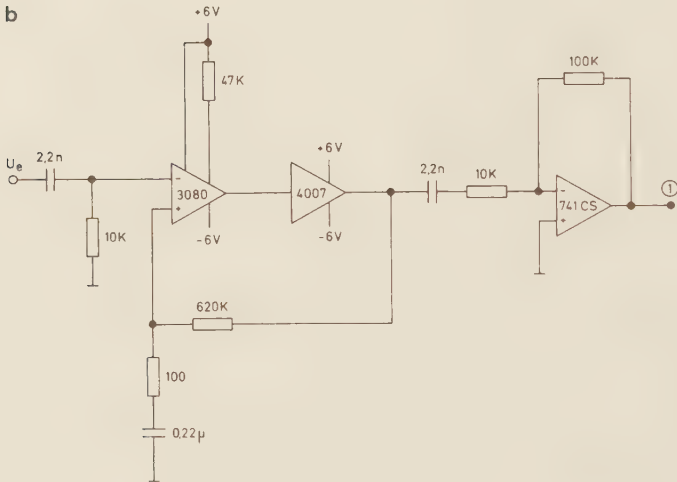
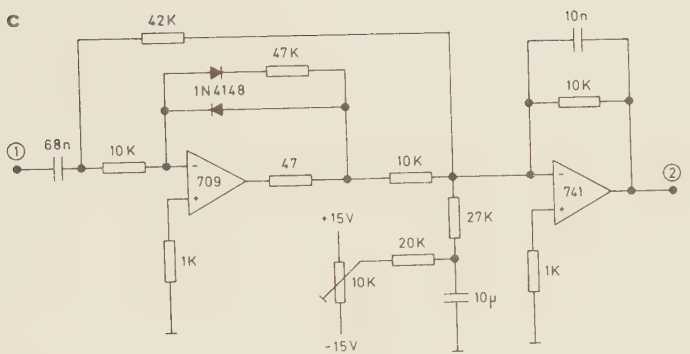


Abb. 6

Elektronische Schaltung zur Verarbeitung der an einem Miniatur-Bewegungsdetektor (Spülchen) anliegenden, in Abhängigkeit von der Winkelposition des Armflügels sich ändernden Spannung (U_e).

- Blockschaltbild der drei Funktionseinheiten Verstärker, Demodulator und Linearisator;
- Schaltplan des hochohmigen Hochfrequenz-Verstärkers (nach Koch, verändert);
- Schaltplan des Demodulators (nach Koch);
- Schaltplan des Linearisators (nach Müller). Hinter diesem Bauteil liegt die der Winkelposition des Armflügels proportionale Spannung (U_a) an.



d

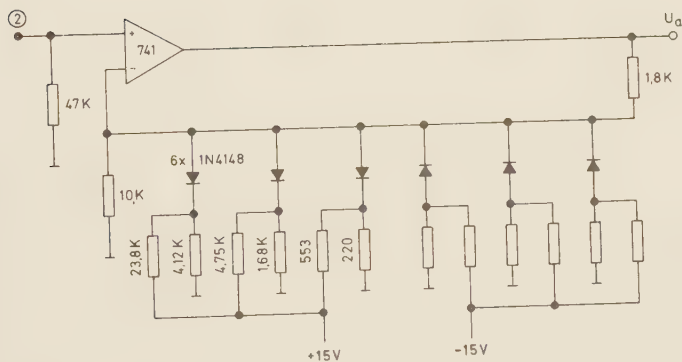


Abb. 6

wurde den Zeisigen auf die dorsale Seite der beiden Armflügel im Bereich der kleinen Armdecken mit Wachskolophonium aufgeklebt. Die Spülchennormale (N_g) lag parallel zur Flügel längsachse. Die Spülchen wurden aus mit Backlack überzogenem, isoliertem Kupferdraht ($50\mu m$ Durchmesser; Elektrisola, Eckenhagen) selbst hergestellt.

Um zu verhindern, daß bei Bewegung der abführenden Spülchendrähte in diesen eine Spannungsänderung induziert wurde, waren die Drähte verdreht. Sie wurden an der Meßstange befestigt und führten dann zu einem Adapter; von hier wurden die Signale einem Verstärker zugeführt (Abb. 6a,b). In dem ihm nachgeschalteten Demodulator (Abb. 6a,c) wurden die hochfrequenten (50 KHz) Spannungsschwankungen herausgefiltert.

Die Bewegungsdetektoren wurden in Winkelschritten von jeweils 10° von -90° (ventral) bis $+90^\circ$ (dorsal) geeicht. Hierzu wurde das Spülchen in gleicher Weise wie auf den Vogelflügel auf einen an der Geschirrstange befestigten Pappstreifen geklebt, der sich ähnlich wie ein Flügel auf und ab bewegen ließ.

Die am Ausgang des Demodulators anliegende Spannung ist im Idealfall (s.u.) proportional dem Sinus des Winkels betrages ($|\varphi|$), den die Spülchennormale (N_g) mit der Horizontalebene bildet. Bei Drehung der Spülchennormalen (N_g) aus der horizontalen 0° -Position um den gleichen Winkel nach dorsal und ventral, erhält man theoretisch die gleiche Spannungsänderung hinter dem Demodulator, denn der magnetische Fluß durch das Spülchen ändert sich um den gleichen Betrag; nur die Richtung des Stromflusses ist umgekehrt. Normalerweise waren diese Spannungsänderungen jedoch nicht identisch, da in der vom Adapter zum Verstärker führenden Leiterschleife auch eine Spannung induziert wurde, die sich mit der im Spülchen induzierten Spannung überlagerte.

Durch geeignete Verlegung der vom Adapter abführenden Kabel und mit Hilfe einer Linearisierungsschaltung (Abb. 6a,d) erhielt man im physiologisch relevanten Bereich eine lineare Abhängigkeit zwischen der Winkelposition (φ) des Armflügels und der Ausgangsspannung (U_a , Abb. 6a). Diese Signale wurden ebenfalls auf Band aufgezeichnet. Aus der kontinuierlichen Aufzeichnung der Winkelposition (φ) der beiden Flügel ließ sich auch die Flügelschlagfrequenz (f) und der mittlere maximale Flügelschlagwinkel ($\bar{\varphi}_m$) ermitteln. Dieser Winkel entspricht dem Mittelwert des maximalen Flügelschlagwinkels des rechten (φ_{rm}) und linken (φ_{lm}) Flügels.

Zur Ermittlung des mittleren maximalen Flügelschlagwinkels ($\bar{\varphi}_m$) eines jeden Flügelschlages wurde eine elektronische Auswertschaltung entwickelt (Abb. 7). Die am Linearisatorausgang anliegende, der momentanen Winkelposition (φ) des rechten Flügels proportionale, annähernd sinusförmig schwankende Spannung ($U_e(\varphi_r)$, Abb. 7; 18 d,e; 19 d,e) wird einem Peak-Detektor zugeführt und liegt gleichzeitig an zwei Sample & Hold-Bausteinen an. Dieser Peak-Detektor gibt an den ersten Sample & Hold-Baustein (IH 5110, Intersil) dann einen Übernahmeimpuls, wenn die höchste Flügelposition innerhalb eines Flügelschlages erreicht ist. Die zu diesem Zeitpunkt anliegende Spannung ($U_e(\varphi_r)$, Abb. 7) wird vom Sample & Hold-Baustein solange gehalten, bis beim nächsten Flügelschlag bei Erreichen der höchsten Flügelposition ein neuer Impuls vom Peak-

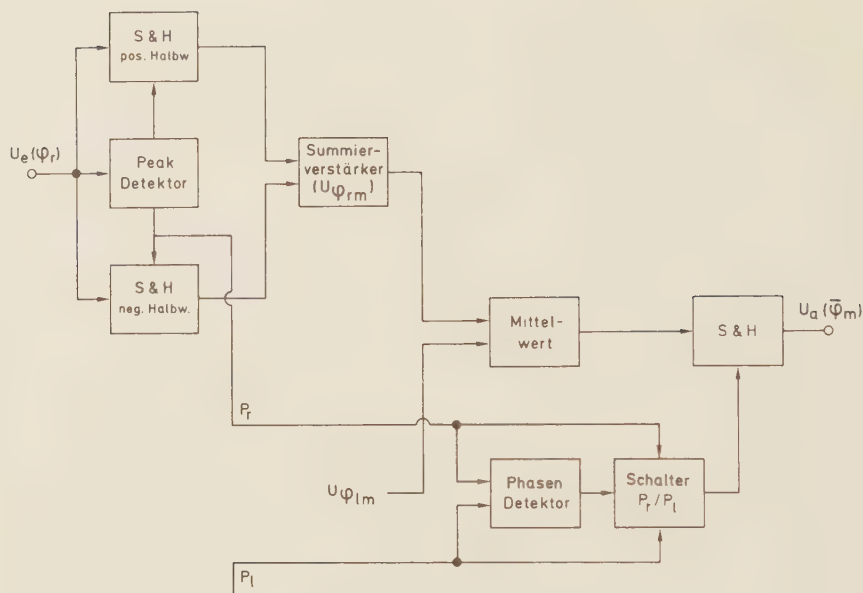


Abb. 7

Blockschaltbild der Schaltung zur Ermittlung der dem mittleren maximalen Flügelschlagwinkel proportionalen Spannung $U_a(\bar{\varphi}_m)$.

$U_e(\varphi_r)$ der Winkelposition des rechten Flügels proportionale Spannung;

$U_{\varphi_{rm}} (U_{\varphi_{lm}})$ dem maximalen Flügelschlagwinkel des rechten (linken) Flügels proportionale Spannung;

$P_r (P_l)$ nach Erreichen der tiefsten Position des rechten (linken) Flügels vom Peak-Detektor abgegebener Steuer-Impuls;

S & H Sample & Hold-Baustein;

weitere Erläuterungen s. Text

(Die Schaltung wurde unter Mitarbeit der Herren Koch, Müller und v. Berg entwickelt.)

Detektor kommt. Entsprechend wird der zweite Sample & Hold-Baustein jeweils dann angesteuert, wenn der Armflügel die tiefste Position erreicht hat. Der nachgeschaltete Summierverstärker dreht das Vorzeichen der dem negativen Maximum (tiefste Armflügelposition) entsprechenden Gleichspannung um und addiert diese Spannung zu der des positiven Maximums. Die Spannung, die am Ausgang des Summierverstärkers anliegt, entspricht in der Zeit von der Übernahme des negativen bis zum folgenden positiven Spannungsmaximum dem maximalen Flügelschlagwinkel (φ_{rm}) des rechten Flügels. Diese Gleichspannung wird zusammen mit der in gleicher Weise verarbeiteten, dem maximalen Flügelschlagwinkel des linken Flügels (φ_{lm} , Abb. 7) entsprechenden Spannung dem Mittelwertsbildner zugeführt, der kontinuierlich den Mittelwert der beiden Spannungen bildet.

Da die Spannung hinter den beiden Summierverstärkern nur zu einer bestimmten Zeit dem jeweiligen maximalen Flügelschlagwinkel ($\varphi_{rm}, \varphi_{lm}$) entspricht (s.o.) und da die beiden Flügel ihre Maxima meist nicht gleichzeitig erreichen, ist der mittlere maximale Flügelschlagwinkel ($\overline{\varphi}_m$) eines jeden Flügelschlages nur kurzzeitig der hinter dem Mittelwertsbildner anliegenden Spannung proportional. Dies ist stets dann der Fall, wenn der zeitlich nacheilende Flügel seine tiefste Position erreicht hat. Zu diesem Zeitpunkt ist der voreilende Flügel niemals auf der höchsten Position (positives Maximum) innerhalb des folgenden Flügelschlages angelangt (s. Kap. 4.4.2.),

d.h. die Phasendifferenz zwischen diesen Winkelpositionen beider Flügel ist stets kleiner als 180° .

Mit Hilfe einer Phasendifferenz-Detektierungsschaltung wird der hinter dem Mittelwertsbildner befindliche Sample & Hold-Baustein nur dann angesteuert, wenn der nacheilende Flügel an seiner tiefsten Position angelangt ist. Die bei Erreichen der tiefsten Position der beiden Flügel während eines jeden Flügelschlages von den Peak-Detektoren abgegebenen Impulse (P_r bzw. P_l) werden einem Phasendetektor zugeführt (Abb. 7). Dieser steuert den elektronischen Schalter dann an, wenn der nacheilende Flügel innerhalb eines Flügelschlages die tiefste Winkelposition erreicht hat. Der Schalter gibt nun den nacheilenden Impuls (P_r oder P_l) an den Ausgangs-Sample & Hold-Baustein. Dieser übernimmt dann die am Mittelwertsbildner anliegende Spannung ($U_a(\bar{\varphi}_m)$), die dem mittleren maximalen Flügelschlagwinkel ($\bar{\varphi}_m$) entspricht und hält sie bis zum nächsten Ansteuerimpuls beim folgenden Flügelschlag (s. Abb. 18f; 19f).

Um in der verdunkelten Windkanalkammer den fixiert fliegenden Zeisig zu beobachten, wurde der Vogel vom schwachen Rotlicht (Beleuchtungsstärke: 0,95 lx) zweier Nieder-volt-Lampen beleuchtet. Die Lampen waren symmetrisch zur Körperlängsachse des Tieres über der Windkanaldüse befestigt und um 40° gegen die Horizontalebene geneigt. Bei diesen Beleuchtungsverhältnissen konnte der Zeisig seinen Flug offensichtlich nicht mehr optisch steuern (s. Kap. 4.1., 4.5.1.).

Zur Versuchsauswertung wurden die auf Magnetband gespeicherten Meßsignale über ein Oszilloskop (Tektronix 5103 N) abgespielt und mit einer Registrierkamera (Tönnies Recordine) festgehalten.

Um die Abhängigkeit der verschiedenen Parameter von der Flugdauer festzustellen, wurden von 7 Zeisigen die entsprechenden Signale für jeweils 4 s in definierten Zeitabständen ausgewertet: 1 s, 30 s, 60 s nach dem Start, dann in Abständen von 1 min bis zur 10. min und anschließend in Abständen von 2 min bis zur 40. min. Das Flugmuster (s. Kap. 4.2.) wurde ebenso ermittelt; wurden Schlagintervalle bzw. Schlagpausen jedoch durch den Zeitraum von 4 s unvollständig erfaßt, so wurde die auszuwertende Zeitspanne bis zum Ende des Intervalls bzw. der Pause ausgedehnt.

Der mittlere Gesamtauftrieb, der über Schlagintervalle und Schlagpausen gemittelte Auftrieb, wurde mit Hilfe einer Analog-Digitalwandler-Schaltung (M. Spüler, Eigenbau) in Minutenabständen für jeweils 10 s ermittelt.

Um Korrelationen zwischen den beiden registrierten kinematischen und den beiden aerodynamischen Flugparametern aufzuzeigen, wurden diese nach Flugbeginn kontinuierlich ausgewertet, wenn die Zeisige vortriebskompensiert bei konstanter Luftströmungsgeschwindigkeit (V_A) flogen. Von 10 Tieren wurden je 20 Werte pro Parameter ermittelt und mit den simultan registrierten Daten der anderen Parameter in Beziehung gesetzt. Für jedes Tier wurde für die Werte aller 6 möglichen Parameter-

kombinationen jeweils die Regressionsgerade nach der Methode der kleinsten Abweichungsquadrate ermittelt. Der für jede Regressionsgerade errechnete Korrelationskoeffizient gibt an, ob ein signifikanter Zusammenhang (Signifikanzniveau: 5 %) zwischen den Parametern besteht (Sachs, 1974).

Die Korrelationsanalyse wurde auch mit anderen Datenpaaren dann durchgeführt, wenn die Steigung der Regressionsgeraden auf deren Signifikanz geprüft werden sollte.

Mit Hilfe des voraussetzungsfreien Paardifferenzen-Tests von Wilcoxon (Wallis und Roberts, 1960) wurde geprüft, ob Differenzen zwischen den Mittelwerten von zwei Meßreihen statistisch zu sichern sind. Die berechnete Irrtumswahrscheinlichkeit (P) ist stets zweiseitig angegeben.

Weitere Einzelheiten zur Versuchsauswertung sind in Kapitel 4 an den jeweiligen Stellen vermerkt.

3.7. Kinematografische Registrierung des Flugverhaltens

Um das gesamte Flugverhalten zu erfassen, also sowohl die Bewegung der schlagenden Flügel, als auch die des Kopfes, des Schwanzes und der Beine, wurden einige fixiert fliegende Zeisige zwischen der 1. und 40. min nach Flugbeginn in Seitenansicht gefilmt. Für die Niederfrequenzfilme (66 Bilder/s) wurde eine Beaulieux-Kamera R 16 mit Angenieux-Zoom-Objektiv (Film: Gevapan 30,

Typ 166; Agfa) verwendet und für höhere Aufnahmege-
schwindigkeiten (600, 1000, 2000 Bilder/s) die Zeit-
dehner-Kamera Stalex WS-2 mit 24 mm Weitwinkelobjektiv
(Asahi-Pentax, 1:3,5; Filme: Kodak 2479 (27 DIN) und
2498 (25 DIN)).

Die Augen des Vogels waren mit schwarzem Tesaband
verklebt, da das Tier sonst nach Einschalten der Schein-
werfer (Beleuchtungsstärke 20 000 - 50 000 lx) den Flug
einstellte.

Um die Flügelkinematik beim fixierten Flug mit der
beim freien Flug zu vergleichen, wurden im Labor frei
fliegende Zeisige mit 500 und 1000 Bildern/s in Seiten-
ansicht gefilmt. Die Vögel flogen nach dem Start eine
40 - 70 cm lange Strecke durch das Bildfeld der Kamera.
Hierbei waren die Augen nicht verklebt; die Beleuchtungs-
stärke lag über 100 000 lx.

Das Flugmuster im Freiland fliegender Zeisige wurde
aus Filmaufnahmen ermittelt, die während des Herbstzuges
der Vögel im Oktober 1977 am Randecker Maar auf der
Schwäbischen Alb gemacht wurden (Beaulieux R 16; 200 mm
Teleobjektiv; 60 B/s). Die Bestimmung der fliegenden
Zeisige erfolgte ausschließlich auf Grund der Lockrufe,
die die Vögel während des Fluges häufig ausstoßen.

Sämtliche Filmanalysen wurden mit einem Auswertpro-
jektor (LW, 224 - A Mark IV) durchgeführt, der eine Ein-
zelbildprojektion erlaubte.

3.8. Elektromyogramm von einem Flügelmuskel

Um zu untersuchen, ob sich durch Luftanströmung der Brustregion die Erregung von Flügelmuskeln ändert, wurden Summenpotentiale vom Musculus extensor metacarpi radialis longus abgeleitet. Dieser Muskel (Abb. 8) entspringt am Humerus, erstreckt sich über den gesamten Unterarm und inseriert am Daumenknorren des Metacarpus; er bewirkt die Streckung des Handflügels. Die Innervation des Musculus extensor metacarpi radialis longus erfolgt durch den Nervus radialis, der dem Armgeflecht (Plexus brachialis) entspringt. Das Armgeflecht wird von anastomosierenden Rückenmarksnerven gebildet (Herzog, 1968).

Die Muskelpotentiale wurden über zwei isolierte $50\mu\text{m}$ dicke V_2A -Stahldrähte abgeleitet (bipolare Ableitung), deren Spitzenregion auf etwa 1 mm Länge abisoliert war. Die in den Kanal einer dünnen Spritzenkanüle (Außendurchmesser: 0,4 mm) eingeführten Elektrodendrähte wurden mit Hilfe der Kanüle etwa parallel zum Unterarmknochen in den Muskel eingestochen. An der Einstichstelle waren vorher einige Deckfedern entfernt worden. Da die Elektrodenspitzen widerhakenförmig abgebogen waren, verblieben sie nach Zurückziehen der Spritzenkanüle im Muskel (Basmajian, 1972). Mit einem Schnellkleber (Cyanolit 200) wurden die Drähte an der Haut fixiert.

Die Muskelpotentiale wurden nach Verstärkung mit einem Differenzverstärker (Entwicklung: E.v.Berg, Zool. Institut, Düsseldorf) aufgezeichnet. Der im Fluggeschirr

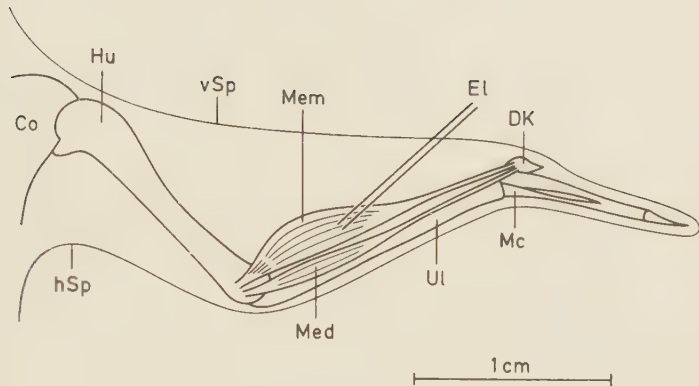


Abb. 8

Lage des Musculus extensor metacarpi radialis longus (Mem) im Armflügel des Zeisigs (Dorsalansicht); von diesem Muskel wurden Summenpotentiale mit Stahldraht-Elektroden (El) bipolar abgeleitet.

Co = Coracoid; DK = Daumenknorren; Hu = Humerus; hSp = hintere Spannhaut (Metapatagium); vSp = vordere Spannhaut (Propatagium); Med = Musculus extensor digitorum communis; Mc = Metacarpus; Ul = Ulna

fixierte Zeisig (Abb. 2) befand sich in einem Faraday-Käfig etwa 6 cm vor der Düse des kleinen Windkanals (s. Kap. 3.4.). Der Vogel wurde Luftströmungs-Sprungreizen ausgesetzt, die durch Wegreißen eines Bretts, das sich vor der Düse des Windkanals befand, erzeugt wurden. Die Zeitkonstante (τ_r) der Luftströmungs-Sprungreize lag bei 2 - 3 ms. Die Strömungsgeschwindigkeit vor der Brustregion des

Zeisigs wurde mit einem linearisierten Konstant-Temperatur-Hitzdraht-Anemometer (ASM - 1, Teltron) ermittelt; diese Meßsignale wurden zusammen mit den Muskelpotentialen auf Magnetband aufgezeichnet.

Sieben Versuchstiere wurden je 5 Sprungreizen bei Anströmgeschwindigkeiten (V_A) von 2, 3, 4, 5, 6, 7 m/s ausgesetzt. Diese Luftströmungs-Sprungreize dauerten etwa 30 s an; die nachfolgende Pause, in der der Zeisig nicht angeströmt wurde, betrug mindestens 15 s.

Die Muskelpotentiale wurden mit dem Time Histogram Analyser (Ortec, 4620/4621) ausgewertet. Es wurden alle die Muskelpotentiale verarbeitet, deren Spannung einen vorgegebenen Schwellenwert überschritt. Dieser war so gewählt, daß die kleinen Potentiale, die während der Anströmpausen abzuleiten waren, nicht gezählt wurden.

Die Auslenkung der Brustfederspitzen in Abhängigkeit von der Anströmgeschwindigkeit (V_A) wurde bei 4 Tieren mit einem Stereo-Mikroskop (Zeiss-OPMI F - 1) bei 120-facher Vergrößerung ermittelt.

3.9. Messung der Reaktionszeit beim Senkreflex

Ein fallender Vogel öffnet stets nach einer kurzen Fallstrecke seine Flügel und fliegt (Senkreflex, s.Kap. 4.1.). Mit der in Abb. 9 dargestellten Apparatur war es möglich, die Zeit zwischen dem Beginn des Fallens bis

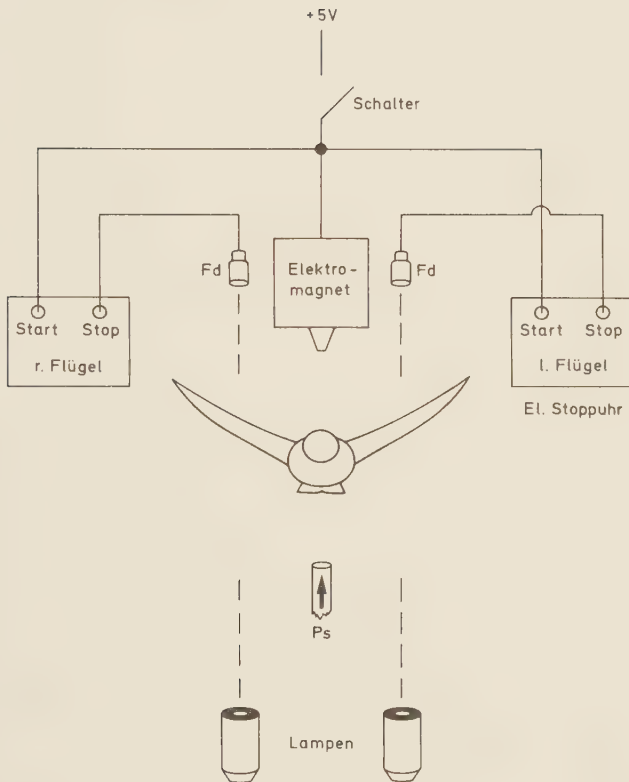


Abb. 9

Versuchsaufbau zur Messung der Reaktionszeit beim Senkreflex; die für den rechten (r.) und linken (l.) Flügel ermittelten Reaktionszeiten werden von je einer elektronischen Stoppuhr angezeigt.

Fd = Fotodiode, Ps = Preßluftschlauch

zum Öffnen der Flügel zu ermitteln.

Der Zeisig trug ein Fluggeschirr, dessen ferromagnetische Geschirrstange von einem Elektromagneten gehalten

wurde. Über einen Schalter konnte die am Magneten anliegende Spannung abgeschaltet werden, so daß der Vogel fiel. Bei Unterbrechung der am Magneten anliegenden Spannung wurden gleichzeitig zwei als Stoppuhr geschaltete Universalzähler (Kontron 400 B) angetriggert. In dem Augenblick, in dem der fallende Vogel die Flügel ausbreitete, wurden die rechts und links neben dem Magneten angebrachten Lichtschranken unterbrochen und dadurch die Universalzähler gestoppt.

Die von den beiden Zählern gemessenen Zeiten wurden ausgedruckt und gemittelt. Dieser Mittelwert wurde definiert als die Reaktionszeit des Tieres vom Beginn des Fallens bis zum Öffnen der Flügel. (Da durch die Selbstinduktion des Magneten das magnetische Feld nach Ausschalten des Stroms nicht sofort zusammenbrach, war die reale Reaktionszeit um einen konstanten Betrag geringer als die hier gemessene "Reaktionszeit".) Pro Versuchssituation wurden stets 10 Reaktionszeiten ermittelt. Hieraus wurde die mittlere Reaktionszeit errechnet. Bei der Auswertung wurden nur diese mittleren Reaktionszeiten betrachtet.

Um den Einfluß der Brustfedern auf die Reaktionszeit beim Senkreflex zu untersuchen, wurden den Tieren die Brustfedern mit Tesaband verklebt oder mit Flint eingesprüht. Die Versuche wurden in ruhender Luft und bei Anströmung der Unterseite des Tieres mit aus einem Schlauch strömender, stark turbulenter Preßluft durchgeführt (s. Kap. 3.4.). Die mittlere Strömungsgeschwindigkeit der Preßluft betrug direkt vor der Brust des hängenden Zeisigs

4 m/s, 10 cm vor der Brust 5,2 m/s und 20 cm vor der Brust 9 m/s. Die Schlauchöffnung befand sich 45 cm senkrecht unter dem Vogel. Um eine Beeinflussung der Reaktionszeit durch optische Informationen auszuschließen, waren den Zeisigen die Augen mit schwarzem Tesaband verklebt.

Um den Einfluß optischer Reize auf die Reaktionszeit untersuchen zu können, wurde je eine Versuchsserie durchgeführt, in der die mittlere Reaktionszeit bei verklebten und bei unverklebten Augen ermittelt wurde.

In einer weiteren Versuchsserie umklammerte der Vogel mit den Zehen die Tesaband-Brustfederverklebung. Diese Versuche sollten klären, ob das Halten eines Gegenstandes in den Zehen die Reaktionszeit beeinflusst.

Zu Beginn und am Ende eines jeden Versuches wurde die mittlere Reaktionszeit des Zeisigs ermittelt, dessen Augen mit Tesaband abgedeckt waren, an dem aber sonst keine weiteren Manipulationen vorgenommen wurden.

4. Ergebnisse

4.1. Auslösung und Dauer des fixierten Fluges

Vor Beginn eines Versuches wurde der Vogel kurz an das Fliegen im Fluggeschirr gewöhnt, indem das im Geschirr hängende Tier plötzlich abgesenkt wurde. Hierbei schlug der Zeisig stets mit den Flügeln (Senkreflex, s. Kap. 4.9.). Auch durch schnelle Vorwärtsbewegung des Vogels konnte Flügelschlagen ausgelöst werden. Sobald diese Translationsbewegungen gestoppt wurden, stellte das Tier den Flug ein. Die Flugbewegungen konnten nicht nur im beleuchteten, sondern auch im verdunkelten Labor festgestellt werden (auf Grund des Fluggeräusches); sie werden also nicht durch optische Reize (s. Kap. 4.9.) ausgelöst.

Die am Meßgestänge fixierten Zeisige flogen ohne Luftanströmung fast nie. Bei 60 Versuchen mit 40 verschiedenen Tieren zeigte nur ein einziger Vogel einmal ohne Luftanströmung einen längeren Flug mit normalem Flugmuster (s. Kap. 4.2.).

Um den fixierten Zeisigen die beim freien Flug herrschenden Luftströmungsverhältnisse zu simulieren, wurden die Tiere nach der Befestigung an der Meßstange von der Luftströmung des Windkanals angeblasen. Stieg die gewünschte Anströmgeschwindigkeit (V_A) langsam, also innerhalb von 10 - 20 s auf ihren Endwert an, so flogen die

Zeisige fast nie. Nahm die Anströmgeschwindigkeit dagegen schnell zu ("Windkanal-Sprungreiz", $\tau_w \approx 0,7$ s), so begannen etwa 40 % der Tiere zu fliegen. Bei den nach dieser Windreizung nicht fliegenden Zeisigen wurde durch verschiedene andere Methoden versucht, den Flug auszulösen.

a) Flugauslösung durch den Zehenreflex

Die fixierten Zeisige begannen stets zu fliegen, sobald man ihnen einen Gegenstand, den sie in den Zehen hielten (z.B. Sitzstange, Finger), wegzog. Hierbei wurde der Zeisig wegen der Elastizität der Meßstange oft 1 - 3 mm nach unten mitgezogen, bevor er den Gegenstand losließ und zu fliegen begann. Die zu messenden aerodynamischen Kräfte bei Flugbeginn wurden von der Schwingung der Meßstange so stark überlagert, daß sie nicht ermittelt werden konnten. Deshalb wurde diese Methode der Flugauslösung nur sehr selten angewandt.

Flügelschlagen konnte auch durch leichtes Streichen über die Unterseite der abgespreizten Zehen ausgelöst werden. Da hierbei die Lage des Vogels nicht verändert wurde und somit die beim Flug erzeugten Kräfte vom Start an gemessen werden konnten, wurden fast alle durch den Zehenreflex stimulierten Flüge auf diese Weise erreicht. Diese Flüge werden vermutlich ausgelöst durch Reizung der Herbstschen Körperchen, die auf der Unterseite der Zehen liegen.

b) Flugauslösung durch Elektroschocks

Tucker (1966, 1968), Bilo (1971), Butler, West und Jones (1977) und anderen gelang es, ihre Versuchstiere durch elektrische Strafreize zum freien Flug im Windkanal zu dressieren.

Deshalb wurde versucht, die in der turbulenzarmen Luftströmung des Windkanals nicht fliegenden Zeisige auf ähnliche Weise zum Fliegen zu bringen. Der fixierte Vogel wurde mit Hilfe eines programmierbaren Schockers (ZAK, E5), dessen Stromstärke von 0,05 bis 5 mA bei konstanter Wechselspannung (220 V; 50 Hz) eingestellt werden konnte, über zwei dünne Drähte gereizt. Der eine Draht wurde am Tibiotarsus, der zweite auf der Rückenhaut in der Nähe der Bürzeldrüse befestigt. Um die Reizübertragung zu verbessern, wurden die Kontaktstellen Draht-Haut mit Elektrodengel (Contactine, Siemens) eingerieben.

Der Vogel wurde nun durch mechanische Reizung der Zehenunterseite (Zehenreflex) zum Fliegen stimuliert. Sobald er die Flügelschlagbewegungen beendete, erhielt er einen elektrischen Strafreiz, der erst bei erneutem Flug eingestellt wurde.

Es gelang jedoch selbst bei maximaler Stromstärke (5 mA) nur unregelmäßig, mit Hilfe der Elektroschocks Flügelschlagen auszulösen. Außerdem wirkten diese Flüge wie konfuse und ungerichtete Befreiungsversuche, da der Vogel oft nach den Seiten auszuweichen versuchte und

ständig mit den Beinen strampelte. Diese Dressurmethode erschien zu unphysiologisch und wurde deshalb bald eingestellt.

c) Flugauslösung durch Reizung bestimmter Federpartien mit turbulenter Luftströmung (Luftturbulenzstimulation)

Die fixierten Zeisige, die in der turbulenzarmen Luftströmung des Windkanals keine Flugbewegungen zeigten (s.o.), begannen meist zu fliegen, sobald bestimmte Federpartien zusätzlich mit stark turbulenter Luftströmung angeblasen wurden. Um den Flug auszulösen, wurden die Brustfedern mit Preßluft aus einem Schlauch (Strömungsgeschwindigkeit 8 - 16 m/s) angeblasen. Der Schlauch wurde außerdem noch bewegt, um verschiedene Federpartien zu reizen und um den Turbulenzgrad der Luft zu erhöhen. Auch wenn Flügel und Bauch mit dieser stark turbulenten Luftströmung angeblasen wurden, begannen die Tiere bisweilen zu fliegen. Wurden dagegen Kopf und Rücken angeströmt, so ließen sich fast nie Flügelschlagbewegungen auslösen.

d) Flugauslösung durch Labyrinth-Reizung

Eine sehr wirkungsvolle Methode der Flugauslösung besteht in der Reizung des Labyrinths des angeströmten Vogels. Durch Schnipsen mit dem Finger gegen den Schna-

bel des Vogels wird dessen Kopf kurzzeitig stark nach hinten beschleunigt. Diese Beschleunigung ist ein adäquater Reiz für das Labyrinthsystem (Schwartzkopff, 1973). Die Labyrinth-Reizung löste fast stets Flugbewegungen aus.

Im beleuchteten Versuchsraum wurden die durch die verschiedenen Stimulationsmethoden ausgelösten Flüge allerdings nach wenigen Sekunden eingestellt. Vermutlich fehlte die dem Flug entsprechende optische Rückmeldung (Relativbewegung des Vogels zur stationären Umgebung). Um jegliche visuelle Orientierungsmöglichkeit auszuschalten, wurden den Vögeln mit geschwärztem Tesaband beide Augen verklebt (vergl. Williams und Teal, 1973). Nun flogen die Tiere z.T. mehrere Minuten. Bei diesen Zeisigen konnten Luftkraftmessungen durchgeführt werden.

Da sich an den Kanten des Tesabandes Wirbel bildeten, konnten die Strömungsverhältnisse im Kopf-Brustbereich nicht mehr als turbulenzarm betrachtet werden. Deshalb wurde versucht, durch eine geeignete Beleuchtung die optische Orientierung der Zeisige zu unterbinden. Da bei verschiedenen Vogelarten eine verminderte spektrale Empfindlichkeit im langwelligen Bereich gefunden werden konnte (z.B. Schwartzkopff, 1960; Huth und Burkhardt, 1972), wurden nun Experimente bei schwachem Rotlicht (s. Kap. 3.6.) durchgeführt. Bei diesen Beleuchtungsverhält-

nissen flogen die Vögel bis zu 2 1/2 Stunden. Alle weiteren Versuche wurden deshalb bei schwachem Rotlicht durchgeführt.

Die fixierten Zeisige flogen aber auch bei diesen Beleuchtungsverhältnissen nur dann weiter, wenn sie von einer vom Windkanal erzeugten Luftströmung angeblasen wurden, deren Geschwindigkeit (V_A) 4 - 8 m/s betrug. Der Flug wurde fast immer beendet, wenn eine höhere bzw. niedrigere Strömungsgeschwindigkeit (V_A) eingestellt wurde. Da die Zeisige bei Anströmgeschwindigkeiten (V_A) unter 4 m/s nicht mehr flogen, war es nicht immer möglich, die Strömungsgeschwindigkeit (V_A) so zu wählen, daß der vom Vogel erzeugte Vortrieb (V , Abb.1) gleich seinem Luftwiderstand (W , Abb. 1) war (vortriebskompensierter Flug). Es wurde jedoch stets versucht, dieses Kräftegleichgewicht ($V - W = 0$) einzustellen. Unter diesen Bedingungen können die Zeisige ihre Geschwindigkeit relativ zur umgebenden Luft (Flugeigengeschwindigkeit) indirekt selbst regeln.

Die durch die oben geschilderten Stimulations-Methoden im Luftstrom des Windkanals ausgelösten Flüge unterscheiden sich stark in ihrer Dauer. Die mit Hilfe der Elektroschocks ausgelösten Flüge waren stets nur kurz (0,5 - 3 s). Auch nach Flugauslösung durch den Zehenreflex konnten die Zeisige meist nur zu ähnlich kurzen Flügen veranlaßt werden. Bei 5 Tieren gelang es mit dieser Methode jedoch, Flüge von mehr als 1 min Dauer zu erzielen.

Die meisten länger als 1 min dauernden Flüge konnten durch "Windkanal-Sprungreize", durch die Luftturbulenzstimulation der Brustfedern und durch Labyrinth-Reizung ausgelöst werden.

Da die einzelnen Stimulationsmethoden unterschiedlich oft angewandt wurden, kann ihr Erfolg nicht quantifiziert werden. Alle Tiere wurden einem "Windkanal-Sprungreiz" (meist $V_A = 6$ m/s) ausgesetzt. Wurde hierdurch kein Flug ausgelöst, so wurde die Luftturbulenzstimulationsmethode oder (etwas seltener) die Labyrinth-Reizungsmethode angewandt. Der Zehenreflex wurde am seltensten zur Flugauslösung eingesetzt, da hierdurch nur selten länger dauernde Flüge erzielt wurden.

In 60 Versuchen mit 40 Zeisigen konnte bei 2 Vögeln trotz Anwendung aller Stimulationsmethoden kein mindestens 15 s dauernder Flug erzielt werden. Bei 36 Tieren konnten zusammen 105 länger als 1 min dauernde Flüge ausgelöst werden. Die Anzahl der Tiere war geringer als die der Flüge, da mit den meisten Zeisigen mehrfach experimentiert wurde. Bei diesen wiederholten Experimenten mit demselben Tier zeigte sich bisweilen, daß ein Zeisig an einem Tag über 40 min, zwei Wochen später im nächsten Versuch gar nicht und im dritten Versuch 15 min flog. Diese Beobachtung deutet an, daß auch die "Flugstimmung" des Vogels für den Erfolg eines Versuches wichtig ist.

4.2. Flugmuster der fixiert und der frei fliegenden Zeisige

Bei den fixiert fliegenden Zeisigen ändert sich das Flugmuster (Wechsel von Schlagintervallen und Schlagpausen) mit zunehmender Flugdauer in charakteristischer Weise.

Nach dem Start fliegen die Zeisige bis zu 30 s kontinuierlich, d.h. ohne einen Flügelschlag auszusetzen ("kontinuierlicher Flug", Abb. 10a). Durch die dann eingelegten kurzen Schlagpausen, in denen die Flügel an den Körper angelegt werden, geht der "kontinuierliche Flug" in den "Bogenflug" über. Bei diesem Bogen- oder Wellenflug, der typisch für kleine Singvögel ist (Kipp, 1950), wechseln kurze Schlagintervalle mit kurzen Schlagpausen ab (Abb. 10b).

Wie im fixierten Flug schlagen Finkenvögel auch im Freiland nach dem Start erst einige Sekunden kontinuierlich mit den Flügeln; nach Erreichen einer gewissen Flughöhe zeigen sie dann das charakteristische Bogenflugmuster (Kipp, 1950). Hierbei beschleunigt sich der Vogel während des Schlagintervalls durch einige Flügelschläge schräg aufwärts; in der folgenden Schlagpause werden die Flügel an den Körper angelegt, und das Tier bewegt sich auf Grund seines Impulses auf einer leicht abwärts geneigten bogenförmigen Bahn vorwärts; hierbei nehmen Fluggeschwindigkeit und Flughöhe nur wenig ab (Csicsáky, 1977). Ist durch den Luftwiderstand (W) die kinetische Energie auf ein gewisses Mindestmaß gesunken, so beschleunigt sich der Vogel während eines neuen Schlagintervalls wieder auf- und vorwärts.

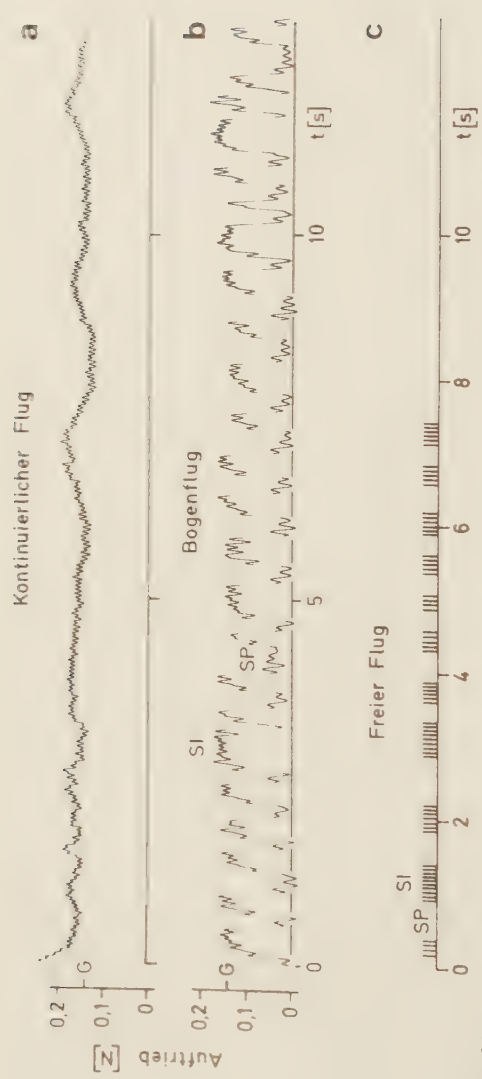


Abb. 10

- a) und b) Das Flugmuster fixierter Zeisige, dargestellt mit Hilfe des registrierten Auftriebssignals;
- a) kontinuierlicher Flug nach dem Start;
- b) Bogenflug etwa 7 min nach dem Start. (Die Oszillationen des Auftriebssignals während der Schlagintervalle (SI) werden vor allem durch die ungleichförmige Krafterzeugung während eines jeden Flügelschlages hervorgerufen. In den Schlagpausen (SP) werden die Oszillationen durch die gedämpfte Schwingung der Meßstange bewirkt; der mittlere Auftrieb ist dann annähernd Null.)
- c) Bogenflugmuster eines frei fliegenden Zeisigs. Das Flugmuster wurde durch die Auswertung von Filmaufnahmen eines ziehenden Zeisigs ermittelt; jeder Strich symbolisiert einen Flügelschlag. G = Körpergewicht des Zeisigs

Die Abhängigkeit der das Flugmuster der fixierten Zeisige charakterisierenden Parameter von der Flugdauer innerhalb von 40 min nach dem Start ist in Abb. 11a - d anhand der Mittelwerte von 7 Tieren dargestellt.

Direkt nach dem Start führen die Zeisige den kontinuierlichen Flug aus. Da dieser aber nur aus einem sehr langen Schlagintervall besteht, ist es nicht sinnvoll, die innerhalb von 4 s nach dem Start bestimmte Anzahl der Schlagintervalle (normalerweise 1 SI) auf 1 min umzurechnen. Deshalb wird die Anzahl der Schlagintervalle/min erst von der 30. s nach dem Start (Abb. 11a) angegeben. Sie steigt zu Beginn des Bogenflugs zwischen der 30. s und 60. s nach dem Start (= 1. min) an. Von der 1. min bis zur 40. min schwankt die Anzahl der Schlagintervalle/min dann um den Mittelwert von 145,5 Intervallen/min ($s_{\bar{x}} = 2,1$). Die leichte Abwärtsneigung der für diesen Zeitraum berechneten Regressionsgeraden ist nicht signifikant (Signifikanzniveau: 5 %, s. Kap. 3.5.).

Die Schlagpausendauer (Abb. 11b) nimmt mit zunehmender Flugdauer zu. In den ersten 4 s nach dem Start ist die Schlagpausendauer normalerweise Null. Von den 7 Zeisigen legten jedoch 2 Tiere zwischen der 3. und 4. s nach dem Start eine sehr kurze Pause ein. Deshalb ergibt sich dann die mittlere Schlagpausendauer von 0,024 s ($s_{\bar{x}} = 0,015$). (Dies entspricht etwa der Zeit, die für einen halben Flügelschlag benötigt wird.) Die Schlagpausendauer nimmt bis zur 2. min relativ stark zu und steigt dann bis zur 40. min nur noch sehr langsam aber signifikant (Regressionskoeffizient: 0,0017, d.h. Zunahme um 0,06 s zwischen 2. und 40. min).

Die Schlagintervalldauer (Abb. 11c) beträgt nach dem

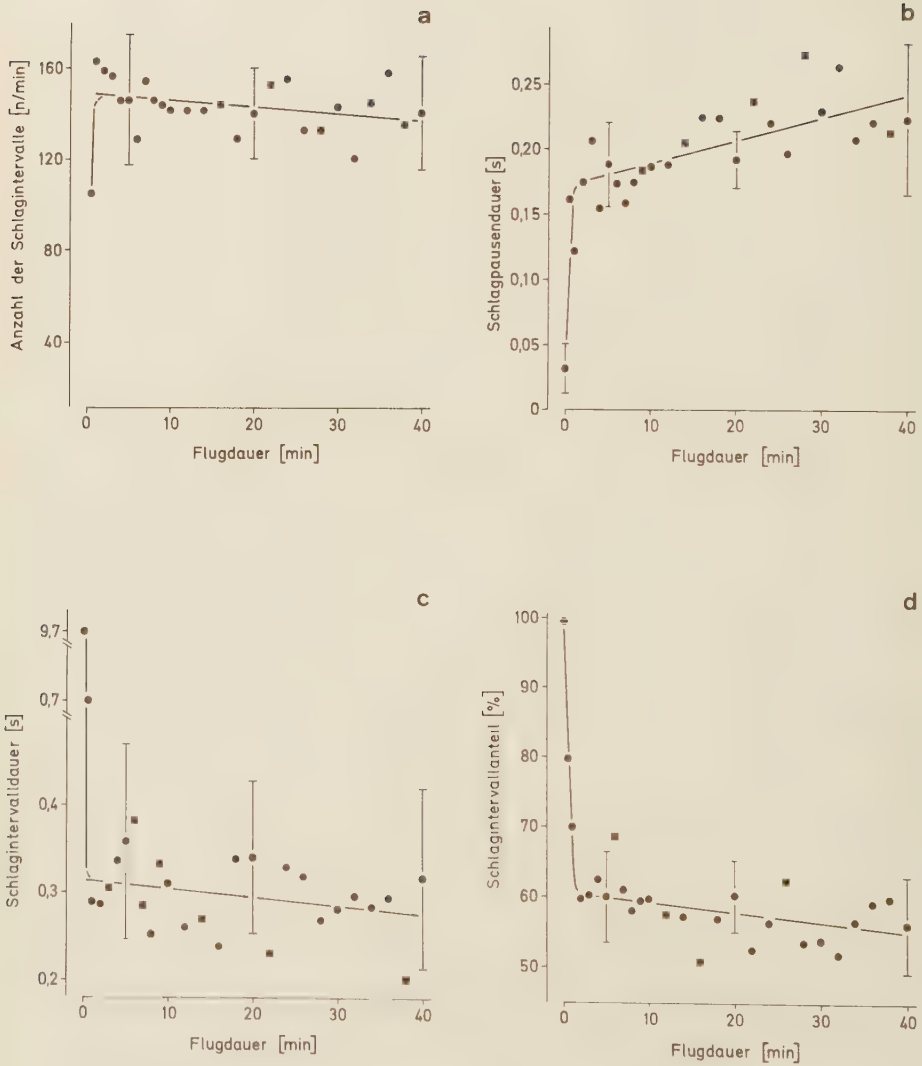


Abb. 11

Start während des kontinuierlichen Fluges 9,7 s ($s_{\bar{x}} = 2,06$), sinkt dann aber nach 30s, also zu Beginn des Bogenflugs, auf 0,69s ab. Zwischen der 1. min und der 40. min nach dem Start schwankt die Schlagintervallldauer nur noch um den Mittelwert von 0,29 s ($s_{\bar{x}} = 0,008$). Die leicht negative Steigung der für die Werte in diesem Zeitraum berechneten Regressionsgeraden ist nicht signifikant.

Der prozentuale Schlagintervallanteil an der Gesamtflugzeit (Gesamtflugzeit: Summe von Schlagintervall- und Schlagpausendauer) in Abhängigkeit von der Flugdauer (Abb. 11d) zeigt einen ähnlichen Verlauf wie die Schlagintervallldauer (Abb. 11c). In den ersten 4 s nach dem Start, wenn i.allg. der kontinuierliche Flug durchgeführt wird, beträgt der prozentuale Schlagintervallanteil an der Gesamtflugzeit fast 100 %, er sinkt dann bis zur 2. min auf etwa 60 % ab. Danach (2. - 40. min) schwankt der Schlagintervallanteil an der Gesamtflugdauer nur noch um den für diesen Zeitraum berechneten Mittelwert von 58,1 % ($s_{\bar{x}} = 0,80$).

Abb. 11

Das Flugmuster der fixiert fliegenden Zeisige

- a) Die Anzahl der Schlagintervalle/min in Abhängigkeit von der Flugdauer;
- b) Die Schlagpausendauer in Abhängigkeit von der Flugdauer;
- c) Die Schlagintervallldauer in Abhängigkeit von der Flugdauer;
- d) Der prozentuale Schlagintervallanteil an der Gesamtflugzeit (Summe von Schlagintervall- und Schlagpausendauer) in Abhängigkeit von der Flugdauer;

Die einzelnen Meßpunkte entsprechen den von 7 Zeisigen gewonnenen Mittelwerten für den jeweiligen Parameter. Die senkrechten Striche an einzelnen Kurvenpunkten geben in dieser, wie in den folgenden Abb. den mittleren Fehler des Mittelwertes ($\pm s_{\bar{x}}$) an. Die Regressionsgeraden wurden für den Zeitraum von der $\bar{x}$ 1.-40. min (a und c) bzw. 2.-40. min (b und d) berechnet.

Auch hier, wie bei der Schlagintervallldauer (Abb. 11c), ist die negative Steigung der von der 2. min an berechneten Regressionsgeraden nicht signifikant. Die relativ großen mittleren Fehler der Mittelwerte ($\pm \frac{s}{\bar{x}}$) in Abb. 11 zeigen, daß die Streuung der von den Einzeltieren ermittelten Werte um die Mittelwerte oft erheblich ist (s.u.). Bei allen Tieren zeigt sich jedoch, daß nach der 1. Flugminute das Bogenflugmuster weitgehend konstant bleibt; eine signifikante Zunahme mit zunehmender Flugdauer ist danach lediglich bei der Schlagpausendauer festzustellen. Schlagintervallldauer, prozentualer Schlagintervallanteil an der Gesamtflugzeit und die Anzahl der Schlagintervalle/ min ändern sich dagegen nach der 1. min nach Flugbeginn nicht signifikant.

Die Analyse des Flugmusters in Abhängigkeit von der Flugdauer (Abb. 11) basiert auf den Mittelwerten der entsprechenden Parameter. Um die Variationsbreite und Häufigkeitsverteilung von einzelnen, den Bogenflug charakterisierenden Größen zu erfassen, wurde eine genauere Analyse dieser Parameter durchgeführt (Anzahl der Flügelschläge/Schlagintervall, Schlagintervall-, Schlagpausen-, Flugzyklusdauer, Flügelschlagfrequenz). Um vergleichbare Datenreihen zu den im Freiland gewonnenen Werten zu erhalten (s.u.), wurden von 10 fixiert fliegenden Zeisigen zu Beginn der 10. Flugminute (der Zeitpunkt ist willkürlich gewählt; nach der 1. min nach Flugbeginn bleibt das Flugmuster weitgehend konstant, s.o.) je 9 aufeinanderfolgende Schlagintervalle und Schlagpausen analysiert. Diese 10 x 9 Werte (n = 90) pro untersuchtem Parameter (s.o.) wurden jeweils als eine Datengruppe betrachtet.

Bei den fixiert fliegenden Zeisigen schwankt die Anzahl der Flügelschläge in den einzelnen Schlagintervallen (Abb. 12a) zwischen 1 und 30, der Mittelwert liegt bei 5,47 Flügelschlägen/Schlagintervall ($s_{\bar{x}} = 0,43$). In 90 % aller Fälle werden 2 - 10 Flügelschläge/Schlagintervall ausgeführt, 11 oder mehr Flügelschläge kommen nur selten vor. Bei Auswertung aller registrierten Bogenflüge aller Tiere nach der 1. Flugminute - das entspricht etwa 25 Stunden Bogenflug - konnten maximal 76 Flügelschläge/Schlagintervall ermittelt werden (Abb. 12a).

Die Häufigkeitsverteilung der Schlagintervalldauer (Abb. 12b) zeigt ein ähnliches Bild wie die der Flügelschläge/Schlagintervall (Abb. 12a). Die Schlagintervalldauer schwankt zwischen 0,052 s und 1,7 s; der Mittelwert beträgt 0,284 s ($s_{\bar{x}} = 0,024$). Auf die Zeitspanne von 0,1 s - 0,55 s entfallen 91 % aller Schlagintervalle. Die von allen Zeisigen innerhalb von etwa 25 Bogenflugstunden (s.o.) ermittelten Extremwerte liegen bei 0,052 s - das entspricht der Dauer eines Flügelschlages - und 4,65 s ($\hat{=} 76$ Flügelschläge, s.o.). Wegen der vereinzelt zu beobachtenden, langen Schlagintervalle ist deren Häufigkeitsverteilung linkssteil mit langem Auslauf rechts (ebenso wie Abb. 12a).

Aus den Abb. 12a und b zugrunde liegenden Daten über die Anzahl der Flügelschläge/Schlagintervall und die Schlagintervalldauer wurde die Flügelschlagfrequenz in den 90 Schlagintervallen berechnet (Abb. 12c). Sie variiert zwischen 15,4 Hz und 22,6 Hz; 91 % aller Werte liegen

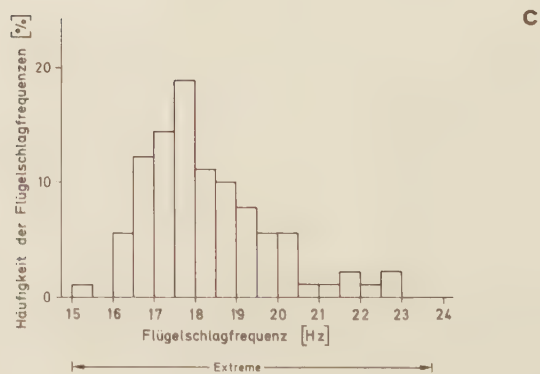
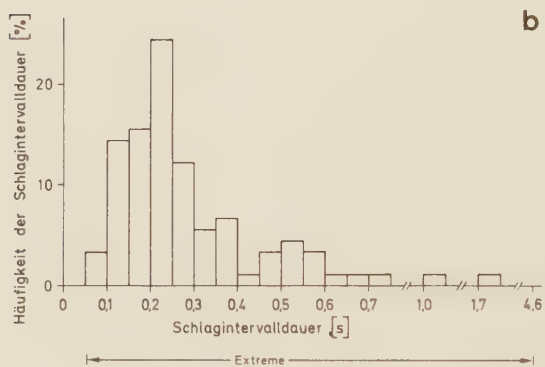
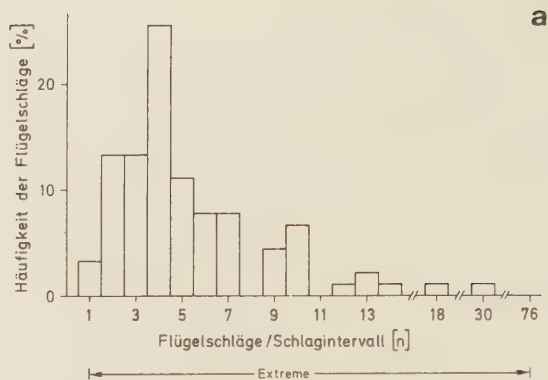


Abb. 12

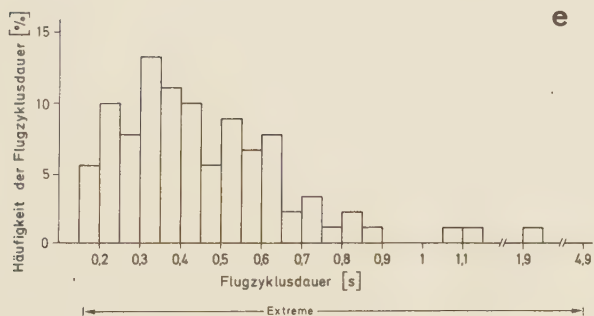
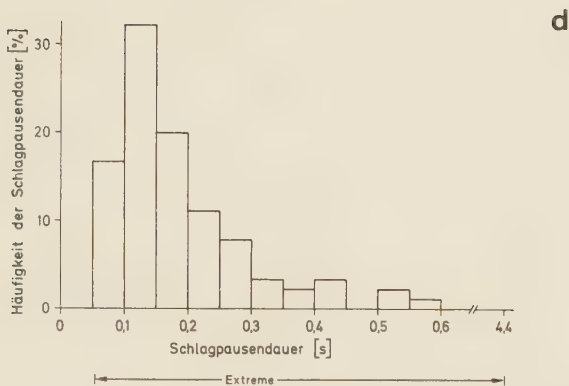


Abb. 12

Analyse des Bogenfluges zu Beginn der 10. min nach Flugbeginn von 10 fixierten Zeisigen;

- a) Häufigkeitsverteilung der Anzahl der Flügelschläge/ Schlagintervall;
- b) Häufigkeitsverteilung der Schlagintervalldauer;
- c) Häufigkeitsverteilung der Flügelschlagfrequenzen in den einzelnen Schlagintervallen;
- d) Häufigkeitsverteilung der Schlagpausendauer;
- e) Häufigkeitsverteilung der Flugzyklusdauer.

Die senkrechten, durch einen Pfeil gekennzeichneten Striche unter der Abszisse einer jeden Abb. geben die aus allen Bogenflügen aller Zeisige (ca. 25 Flugstunden) ermittelten Extremwerte an.

zwischen 16 Hz und 20,5 Hz. Der Mittelwert aller 90 Flügelschlagfrequenzen liegt bei 18,3 Hz ($s_{\bar{x}} = 0,13$). Die Extremwerte aller Tiere (± 25 Bogenflugstunden) betragen 15,0 Hz und 23,7 Hz während des Bogenfluges; direkt nach dem Start während des kontinuierlichen Fluges wurden noch höhere Werte ermittelt (s. Kap. 4.4.1.). Die Variationsbreite der Flügelschlagfrequenz in Abb. 12c ist relativ groß, jedes Einzeltier bevorzugt jedoch eine bestimmte Flügelschlagfrequenz, deren Variationsbreite dann nur gering ist. Die Mittelwerte der Flügelschlagfrequenzen von jedem der 10 Tiere lagen zwischen 16,7 Hz ($s_{\bar{x}} = 0,19$) und 21,3 Hz ($s_{\bar{x}} = 0,36$); die zugehörigen Variationsbreiten betrugen 15,5 - 17,6 Hz ($\bar{f} = 16,7$ Hz) und 20,0 - 22,6 Hz ($\bar{f} = 21,3$ Hz).

Die Schlagpausendauer (Abb. 12d) schwankt zwischen 0,05 s und 0,59 s; ihr Mittelwert liegt bei 0,18 s ($s_{\bar{x}} = 0,012$). 88 % aller Schlagpausen dauern 0,05 s bis 0,25 s. Damit ist die Variationsbreite hier erheblich geringer als bei der Schlagintervallldauer (Abb. 12b), denn dort entfallen etwa 90 % der Schlagintervalle auf eine etwa doppelt so lange Zeitspanne (0,1 - 0,55 s). Die aus 25 Bogenflugstunden ermittelten Extremwerte für die Schlagpausendauer (0,05 s und 4,4 s) entsprechen weitgehend denen der Schlagintervallldauer (Abb. 12b).

Die Flugzyklusdauer (Abb. 12e, ein Flugzyklus besteht aus einem Schlagintervall und der nachfolgenden Schlagpause) variiert zwischen 0,16 s und 1,9 s, der Mittelwert liegt bei 0,47 s ($s_{\bar{x}} = 0,027$). 87 % aller Flug-

zyklen verteilen sich auf die Zeitspanne von 0,15 s bis 0,65 s. Die Extremwerte aller untersuchten Tiere (ca. 25 Bogenflugstunden) sind 0,16 s und 4,92 s.

Um festzustellen, ob beim fixierten Flug eine Proportionalität zwischen der Schlagintervalldauer und der nachfolgenden Schlagpausendauer besteht, wurde für die 9 Wertepaare von jedem der 10 Zeisige eine Korrelationsanalyse durchgeführt. Die errechneten Korrelationskoeffizienten zeigen, daß kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Schlagpausendauer und der vorhergehenden Schlagintervalldauer besteht. Auch ein Zusammenhang zwischen der Schlagintervalldauer und der vorhergehenden Schlagpausendauer ist nicht feststellbar. Die grafische Darstellung der Wertepaare zeigt, daß auch kein nicht-linearer Zusammenhang zwischen diesen Parametern existiert.

Um die beim fixierten Flug ermittelten Daten über den Bogenflug mit denen von frei fliegenden Zeisigen (Abb. 10c) zu vergleichen, wurden Zeisige während des Herbstzuges auf der Schwäbischen Alb gefilmt. Da sich in der Nähe des Aufnahmeplatzes kein Rastplatz befand, flogen die Zeisige zum Aufnahmezeitpunkt mindestens seit einigen min ihrem Überwinterungsgebiet entgegen. Von jedem der 10 am längsten gefilmten Vögel wurden die ersten 9 Flugzyklen ausgewertet. Die auf diese Weise gewonnenen Ergebnisse lassen sich mit den Daten des fixierten Bogenfluges (Abb. 12) vergleichen (gleicher Stichprobenumfang).

Die Anzahl der Flügelschläge/Schlagintervall (Abb. 13a) schwankt annähernd normalverteilt zwischen 1 und

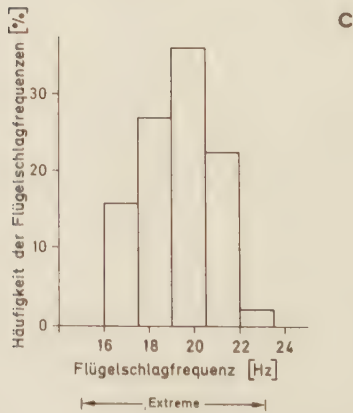
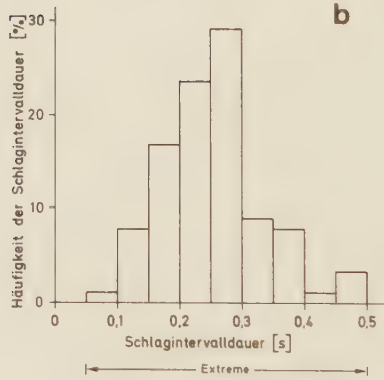
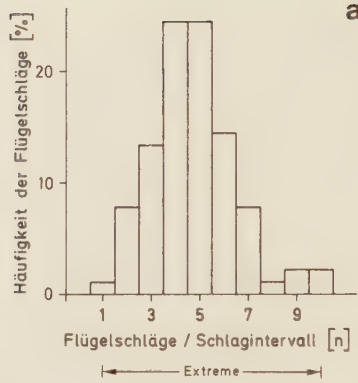


Abb. 13

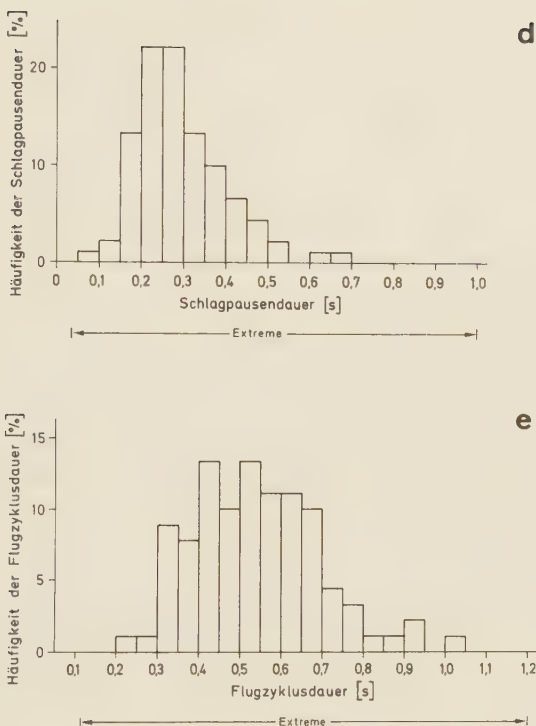


Abb. 13

Analyse des Bogenfluges von 10 frei fliegenden Zeisigen (vergl. Abb. 12);

- a) Häufigkeitsverteilung der Anzahl der Flügelschläge/Schlagintervall;
- b) Häufigkeitsverteilung der Schlagintervalldauer;
- c) Häufigkeitsverteilung der Flügelschlagfrequenzen in den einzelnen Schlagintervallen;
- d) Häufigkeitsverteilung der Schlagpausendauer;
- e) Häufigkeitsverteilung der Flugzyklusdauer.

Die senkrechten, durch einen Pfeil gekennzeichneten Striche unter der Abszisse einer jeden Abb. geben die aus allen Bogenflügen aller Zeisige (ca. 6 Flugminuten) ermittelten Extremwerte an.

10; bei 93 % aller Schlagintervalle werden 2 - 7 Flügelschläge ausgeführt. Die mittlere Anzahl der Flügelschläge/Schlagintervall liegt bei 4,74 ($s_{\bar{x}} = 0,18$). Bei Auswertung aller Filmaufnahmen der frei fliegenden Zeisige, das entspricht etwa 6 min Bogenflug, zeigte sich, daß alle Werte für die Anzahl der Flügelschläge/Schlagintervall in dem Bereich lagen, der auch schon bei den 10 Zeisigen (Abb. 13a) festgestellt wurde.

Die Schlagintervalldauer (Abb. 13b) variiert zwischen 0,05 s und 0,47 s, die mittlere Dauer beträgt 0,24 s ($s_{\bar{x}} = 0,01$). In 94 % aller Fälle liegt die Schlagintervalldauer zwischen 0,1 s und 0,4 s. Die aus dem gesamten Freiflugmaterial ermittelten Extremwerte betragen 0,05 s und 0,50 s.

Die Flügelschlagfrequenz (Abb. 13c), die aus den Abb. 13a und 13b zugrunde liegenden Daten errechnet wurde, schwankt zwischen 16,0 Hz und 22,9 Hz; ihr Mittelwert liegt bei 19,4 Hz ($s_{\bar{x}} = 0,17$). Die aus allen Filmaufnahmen von allen Zeisigen (6 Bogenflugminuten) ermittelten Extremwerte für die Flügelschlagfrequenz sind 15,0 Hz und 24,0 Hz. Bei den frei fliegenden wie bei den fixiert fliegenden Zeisigen zeigt sich, daß die von einem Tier gewählte Flügelschlagfrequenz nur wenig von dessen mittlerer Flügelschlagfrequenz abweicht (etwa ± 1 Hz), daß die Unterschiede in der Flügelschlagfrequenz von Tier zu Tier jedoch groß sein können (bis zu 9 Hz, s.o.).

Die Schlagpausendauer (Abb. 13d) hat bei den frei fliegenden Zeisigen eine größere Variationsbreite als die

Schlagintervallldauer (Abb. 13b). Bei den 10 Zeisigen variiert die Schlagpausendauer von 0,05 s bis zu 0,67 s, auf die Zeitspanne von 0,15 - 0,5 s entfallen 92 % aller Schlagpausen. Ihre mittlere Dauer beträgt 0,29 s ($s_{\bar{x}} = 0,01$). Die bei Betrachtung aller aufgenommenen Daten (6 Bogenflugminuten) ermittelten Extremwerte liegen bei 0,033s und 1,0s. Die mittlere Schlagpausendauer ist im freien Flug im Vergleich zum fixierten Flug zu höheren Werten verschoben. Im freien Flug sind die Schlagpausen länger und ihre Dauer schwankt stärker als bei den Schlagintervallen. Der prozentuale Schlagintervallanteil an der Gesamtflugzeit liegt im freien Flug bei etwa 45 %.

Die Flugzyklusdauer (Abb. 13e) schwankt zwischen 0,23 s und 1,02 s, auf die Zeitspanne von 0,3 s bis 0,8 s entfallen 92 % aller Flugzyklen, ihre mittlere Dauer beträgt 0,53 s ($s_{\bar{x}} = 0,02$). Die aus dem gesamten Filmmaterial (6 Bogenflugminuten) ermittelten Extremwerte sind 0,13 s und 1,2 s.

Auch bei frei fliegenden Zeisigen wurde an 13 Tieren getestet, ob eine Korrelation zwischen der Dauer der einzelnen Schlagintervalle und der jeweils nachfolgenden Schlagpause bzw. der Schlagpausendauer und der jeweils nachfolgenden Schlagintervallldauer besteht. Bei beiden Parameter-Kombinationen läßt sich kein signifikanter Zusammenhang nachweisen. Korreliert man jedoch bei den 38 gefilmten, frei fliegenden Zeisigen die für jedes

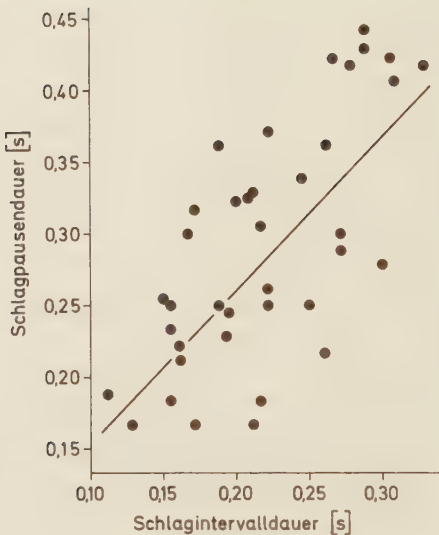


Abb. 14

Zusammenhang zwischen der mittleren Schlagintervalldauer und der mittleren Schlagpausendauer bei 38 frei fliegenden Zeisigen.

(Die Lage eines jeden Punktes wird durch die Mittelwerte der Schlagintervall- und der Schlagpausendauer eines Tieres bestimmt.) Die Steigung der eingezeichneten Regressionsgeraden ist signifikant.

Tier errechneten Mittelwerte der Schlagintervall- und der Schlagpausendauer, so ergibt sich ein signifikanter Zusammenhang zwischen mittlerer Schlagintervall- und mittlerer Schlagpausendauer (Abb. 14). Dies zeigt, daß die Zeisige im Mittel entweder kurze Schlagintervalle und kurze Schlagpausen oder lange Schlagintervalle und lange Schlagpausen ausführen. Zwischen der Dauer der einzelnen, aufeinanderfolgenden Schlagintervalle und Schlagpausen besteht jedoch kein Zusammenhang.

Zum Vergleich der im freien und fixierten Flug ermittelten Werte von 6 das Flugmuster charakterisierenden Parametern sind diese in Tabelle 1 gegenübergestellt:

Tabelle 1: Vergleich der Mittelwerte von 6 das Flugmuster charakterisierenden Parametern von je 10 fixiert und frei fliegenden Zeisigen

	Flug	
	fixiert	frei
Anzahl Flügelschläge/Schlagintervall (n)	5,5	4,7
Schlagintervalldauer (s)	0,28	0,24
Schlagpausendauer (s)	0,18	0,29
Flügelschlagfrequenz (Hz)	18,3	19,4
Flugzyklusdauer (s)	0,47	0,53
Schlagintervallanteil (%)	60	45

Beim fixierten Flug ist die mittlere Schlagintervalldauer länger als die mittlere Schlagpausendauer, d.h. der prozentuale Schlagintervallanteil an der Gesamtflugzeit liegt über 50 % (60 %, Tab. 1). Beim freien Flug ist dieses Verhältnis umgekehrt, die Schlagintervalldauer ist kürzer als die Schlagpausendauer, der prozentuale Schlagintervallanteil an der Gesamtflugzeit liegt also unter 50 % (45 %, Tab. 1). Nicht nur das Verhältnis zwischen der Dauer von Schlagintervall und Schlagpause, sondern auch die Beträge der anderen Parameter differieren beim fixierten und freien Bogenflug leicht (s. Tab. 1). Diese das Flugmuster charakterisierenden

Werte liegen beim fixierten und freien Flug jedoch in der gleichen Größenordnung; die oben dargestellten Unterschiede könnten u.a. durch die unterschiedlichen optischen Orientierungsmöglichkeiten der frei und fixiert fliegenden Zeisige bedingt sein (s. Kap. 5.2.).

4.3. Flügelkinematik

Um die Flügelkinematik, aber auch die Bewegung von Kopf, Schwanz und Beinen der fixiert fliegenden Zeisige zu erfassen, wurden die Vögel während des Fluges gefilmt. Es wurden 7 Filme mit der Niederfrequenzkamera (66 Bilder/s) und 17 Filme mit der Zeitdehnerkamera (600, 1000, 2000 Bilder/s) zwischen der 1. und 40. min nach Flugbeginn gedreht. Um die bei den fixiert fliegenden Zeisigen gewonnenen Daten mit denen von im Labor frei fliegenden Zeisigen zu vergleichen, wurden 14 Hochfrequenzfilme von frei fliegenden Vögeln gedreht (500, 1000 Bilder/s).

Die Beine der fixiert fliegenden Zeisige sind sowohl während der Schlagintervalle als auch in den Schlagpausen an den Körper angezogen. Hierzu werden sie im Tarsometatarsalgelenk so eingeknickt, daß der Tarsometatarsus nach vorn gehalten wird; die Zehen sind nach hinten gelegt. Diese Beinhaltung ist typisch für fliegende Kleinvögel (vergl. Herzog, 1968; Rüppell, 1975).

Der Kopf wird annähernd horizontal gehalten. Obwohl

der fixierte Zeisig seine Umgebung nicht sieht (während der Filmaufnahmen sind die Augen mit Tesaband verklebt), dreht er den Kopf z.T. leicht nach rechts oder links.

Der Schwanz wird meist nur wenig bewegt (Abb. 15); er führt bisweilen jedoch eine rhythmische Auf- und Abbewegung aus. Die Schwanzfedern werden dann gegen Ende des Flügelabschlags nach unten bewegt und gefächert; gegen Ende des Aufschlags kehren sie wieder in ihre Ausgangsstellung zurück. Diese Schwanzbewegung ist als Ausgleichsbewegung zur Regulierung der Körperhaltung aufzufassen; hierdurch soll eine Neigung des Körpers verhindert werden (Oehme, 1970).

Die Kinematik der Flügelschlagbewegung läßt sich mit Hilfe der Hochfrequenzkamera erfassen. Abb. 15 zeigt einen einzigen Flügelschlag, aufgegliedert in 25 Bilder, deren zeitlicher Abstand jeweils 2 ms beträgt.

Eine exakte Analyse der Flügelkinematik ist mit zweidimensionalen Filmaufnahmen aus einer Raumrichtung jedoch prinzipiell nicht möglich; hierzu eignet sich nur die Hochfrequenz-Stereo-Kinematografie (Nachtigall, 1972).

Beim Flügelabschlag wird der gestreckte Flügel in einer geneigten Ebene von hinten oben nach vorn unten bewegt (Abb. 15a - k). Dabei liegt die Vorderkante jeder Schwungfeder auf der Hinterkante der benachbarten, distalen Feder. Während einzelner Abschlagsphasen werden vor allem die distalen Handschwingen proniert (Abb. 15f,g,h; Bilo, 1971); sie bilden so ein aerodynamisch günstiges Flügelprofil. Auf



Abb. 15

Grund der unterschiedlichen Flügelverwindung und der unterschiedlichen Anstellwinkel (α = Winkel zwischen der Sehne eines Flügelprofils und der Richtung der resultierenden Anströmgeschwindigkeit (V_{Are})*) erzeugt der Armflügel beim Abschlag viel Auftrieb und geringen Vortrieb, der Handflügel dagegen mehr Vortrieb als Auftrieb (Lilienthal, 1889; v. Holst, 1943; Herzog, 1968; Nachtigall, 1974). In der zweiten Hälfte des Abschlags sind meist Daumenfittich und erste Handschwinge leicht vom gestreckten Flügel abgespreizt (Abb. 15i, j; auf Grund des Abbildungsmaßstabes nicht mehr zu erkennen). Durch die Wirkung dieser Federn, die als Hochauftriebs-erzeuger dienen (Nachtigall und Kempf, 1971), wird bei größeren Anstellwinkeln (α) die Strömungsablösung von der Flügeloberseite verhindert.

Die Flügelkinematik des Aufschlags ist komplizierter

* resultierende Anströmgeschwindigkeit (V_{Are}) = Resultante der Luftströmungs-Geschwindigkeitskomponenten: Geschwindigkeit der durch den Windkanal erzeugten Luftströmung (V_A) und Geschwindigkeit der durch den Flügelschlag erzeugten Luftströmung.

Abb. 15

Seitenansicht der Flügelschlagphasen während eines Flügelschlags bei einem fixiert fliegenden Zeisig, der von einer Hochfrequenzkamera mit 1000 Bildern/s gefilmt wurde. Es wird jedes zweite Bild gezeigt; in den Abb. e - j ist der linke Flügel wegetuschiert.

als die beim Abschlag. Zu Beginn des Aufschlags wird der Flügel zuerst im Armteil gefaltet und leicht angehoben (Abb. 15l - p). Die Flügelvorderkante weist nun einen Knick im Handgelenk auf; der Handflügel ist gegen den Armflügel stark nach unten abgewinkelt (Abb. 15m - p). Nun wird der Handflügel durch Rotation im Handgelenk von vorn unten nach hinten oben gedreht. Dabei rotieren die Handschwingen um ihre Längsachse (Abb. 15p - r), so daß sich vor allem die distalen Handschwingen zeitweilig jalousieartig öffnen (Abb. 15q - r). Diese Drehung der Handschwingen erfolgt wohl überwiegend passiv durch die Anströmung der asymmetrischen Federfahne von oben; die resultierende Anströmrichtung (RV_{Are} = Richtung der resultierenden Anströmgeschwindigkeit (V_{Are})) liegt während dieser Aufschlagsphase fast senkrecht zur Richtung der durch den Windkanal erzeugten Luftströmung (Bilo, 1972; Nachtigall, 1974). Im letzten Teil des Aufschlags (Abb. 15s - y) wird der Flügel nach hinten oben gezogen, und der Handflügel wird kontinuierlich stärker gestreckt. Der Flügel erreicht bei Abb. 15y wieder die in Abb. 15a gezeigte Stellung. - Legt der Zeisig eine Schlagpause ein, so werden die Flügel stets in der Mitte des Aufschlags an den Körper angelegt. - Auch bei im Labor frei fliegenden Zeisigen konnte die gleiche Flügelkinematik festgestellt werden.

Die hier anhand von Abb. 15 dargestellte Flügelschlagbewegung fixiert fliegender Zeisige stellt den bei Kleinvögeln am häufigsten vorkommenden Bewegungstyp dar. Die

gleiche Flügelkinematik zeigen u.a. der frei fliegende Nektarvogel (*Cinnyris*; Zimmer, 1943), Amsel (*Turdus merula*; Oehme, 1963), Star (*Sturnus vulgaris*; Oehme, 1963), Gartenrotschwanz (*Phoenicurus phoenicurus*; Oehme, 1970; Rüppell, 1971, 1972), Fahnendrongo (*Dicrurus macrocercus*; Oehme, 1965), Haussperling (*Passer domesticus*; Bilo, 1971, 1972) und Kohlmeise (*Parus major*; Rüppell, 1975).

Beim Gartenrotschwanz ist neben dem Geradeausflug auch der Flug auf der Stelle untersucht worden (Oehme, 1970; Rüppell, 1971, 1972). Beim Flug auf der Stelle (Rüttelflug) beträgt der Körperanstellwinkel (χ = Winkel zwischen der Körperlängsachse und der Horizontalebene) etwa 45° , beim Geradeausflug ist dieser Winkel (χ) dagegen annähernd 0° . Die Flügelspitzen beschreiben eine Ellipse, wenn man die während eines Flügelschlages vorkommenden Positionen der Flügelspitzen auf die Mediosagittalebene des Vogels projiziert. (Diese, wie alle anderen im Text genannten Flügelspitzenbahnkurven wurden durch diese Projektion ermittelt (vergl. Abb. 16, 17).) Die Hauptachse der von den Flügelspitzen beschriebenen Ellipse bildet mit der Vertikalen einen Flügelschlagebenenwinkel (ψ); dieser Winkel (ψ) beträgt beim Flug auf der Stelle ca. 60° ; beim Geradeausflug verkleinert sich der Winkel (ψ) bis auf maximal 10° (Rüppell, 1971, 1972).

Der an der horizontalen Geschirrstange fixierte Zeisig hat im vortriebskompensierten Flug ($V - W = 0$) einen Körperanstellwinkel (χ) zwischen 3° und 10° ; durch die

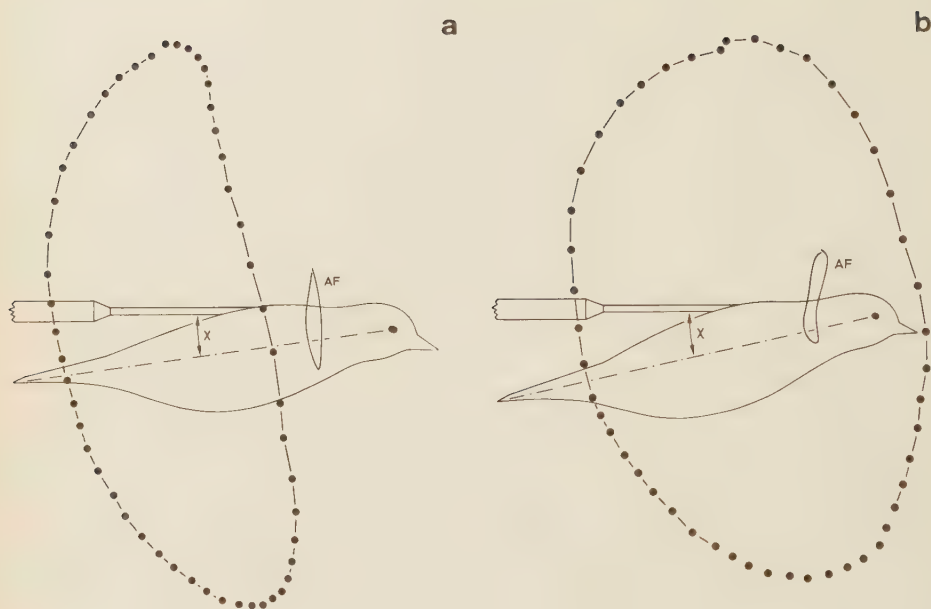


Abb. 16

Flügelspitzen-(●) und Armflügelbahn (AF, Meßpunkt: Handgelenk) projiziert in die Mediosagittalebene des Vogels bei einem fixiert fliegenden, vortriebskompensierten (a) und einem nicht vortriebskompensierten Zeisig (b) während des Bogenfluges, ermittelt anhand von Hochfrequenzfilmaufnahmen (1000 Bilder/s).

Die Meßpunkte entsprechen der jeweiligen Flügelspitzenposition in den aufeinanderfolgenden Filmaufnahmen. Die Anströmgeschwindigkeit betrug in beiden Fällen etwa 6 m/s ($\pm 5\%$). χ = Körperanstellwinkel

Elastizität der Wollfäden können die Vögel in diesem Bereich ihren Körperanstellwinkel (χ) selbst wählen; der Flügelschlagebenenwinkel (ψ) beträgt etwa 10° (Abb. 16 a). Diese Werte ähneln denen, die für den Geradeausflug des

Gartenrotschwanzes ermittelt wurden.

Im vortriebskompensierten ($V=W$) und nicht vortriebskompensierten Flug ($V < W$) sind die Bahnen der Flügelspitzen (gemessen wurde jeweils die Position der 2. Handschwingerspitze) während des Aufschlages annähernd gleich; sie unterscheiden sich jedoch während der Abschlagsphase (Abb. 16a, b), in der die Luftkräfte hauptsächlich erzeugt werden (Herzog, 1968; Rüppell, 1971). Beim nicht vortriebskompensierten Flug entspricht die Bahnkurve der Flügelspitzen auch beim Abschlag annähernd einer Halbellipse, d.h. die Flügelspitzen beschreiben innerhalb eines Schlages eine Ellipse; in der Mitte des Abschlages werden die Flügelspitzen z.T. bis über die Schnabelspitze nach vorn bewegt (Abb. 16b). Beim vortriebskompensierten Flug wird der Flügel während des Abschlages nicht so weit nach vorn gezogen, sondern die Flügelspitzen werden fast geradlinig, etwa 10° gegen die Vertikale geneigt, abwärts bewegt (Abb. 16a). Während eines Flügelschlages wird von den Flügelspitzen also annähernd eine Halbellipse beschrieben. Eine ähnliche Flügelspitzenbahn läßt sich auch bei den im Labor frei fliegenden Zeisigen feststellen (Abb. 17, tierfestes Bezugssystem). Im Verlauf der Flügelspitzenbahn besteht also ein Unterschied zwischen fixiertem vortriebskompensiertem und nicht vortriebskompensiertem Flug.

Auch bei anderen frei fliegenden Singvögeln, so bei Haussperling (Oehme, 1959), Star (Oehme, 1963) und

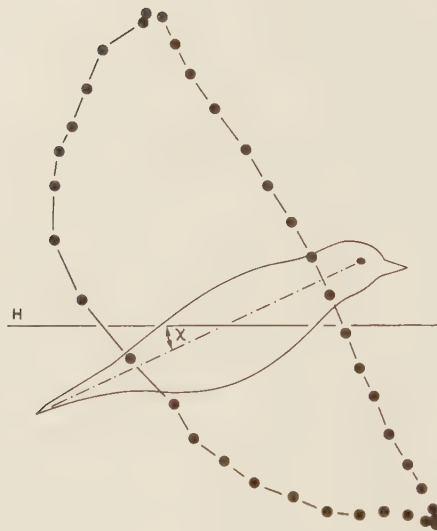


Abb. 17

Flügelspitzenbahn eines frei fliegenden Zeisigs direkt nach dem Start projiziert in die Medianebene des Vogels; der Vogel wurde von der Hochfrequenzkamera mit 1000 Bildern/s gefilmt. Die Meßpunkte entsprechen der jeweiligen Flügelspitzenposition relativ zum Vogel in den aufeinanderfolgenden Filmaufnahmen.

H = Horizontale; χ = Körperanstellwinkel

Amsel (Oehme, 1963), konnte beim Geradeausflug (Streckenflug) festgestellt werden, daß die Flügelspitzenbahn beim Abschlag erheblich geradliniger verläuft als beim Aufschlag.

Die Auf- und Abbewegung der Armflügel erfolgt beim vortriebskompensierten (Abb. 16a) und nicht vortriebskompensierten Flug (Abb. 16b) annähernd in einer Vertikalebene.

Der Körperanstellwinkel (α) beträgt bei den im Labor gefilmten, 12 frei fliegenden Zeisigen direkt nach dem Start etwa $20 - 25^\circ$, der Flügelschlagebenenwinkel (ψ) beträgt $23 - 30^\circ$. Diese Werte liegen zwischen den bei Gartenrotschwänzen festgestellten Daten für den Flug auf der Stelle und den Geradeausflug. Daraus könnte man schließen, daß die frei fliegenden Zeisige während der Filmaufnahmen nur wenig Vortrieb erzeugen (s. Kap. 4.5.1.).

Wird der Körperanstellwinkel ($\alpha = 25^\circ$ in Abb. 17) des frei fliegenden Zeisigs so transformiert, daß er dem Anstellwinkel (α) beim fixierten Flug ($\alpha = 8^\circ$, Abb. 16a) entspricht, so verkleinert sich dadurch der Flügelschlagebenenwinkel (ψ) ebenfalls um 17° von 27° auf 10° ; dieser Winkel ist nun fast gleich dem beim fixierten Flug ($\psi = 11^\circ$, Abb. 16a). Dies läßt vermuten, daß die Vögel einen konstanten Winkel zwischen der Flügelschlagebene und der Körperlängsachse beibehalten, unabhängig von ihrem Körperanstellwinkel (α).

4.4. Analyse von kinematischen Flugparametern

Bei den fixiert fliegenden Zeisigen wurden 6 verschiedene Flugparameter kontinuierlich registriert: Flügelschlagfrequenz (f), Winkelposition des rechten und linken Flügels (φ_r, φ_l ; hieraus wird $\overline{\varphi_m}$ ermittelt), Auftrieb (A), Horizontalkraft (HK) und Flugeigengeschwindigkeit (V_A) der Luft. Abb. 18 und 19 zeigen je ein Registrierbeispiel dieser Parameter während des kontinuierlichen Flugs (Abb. 18) und des Bogenflugs (Abb. 19).

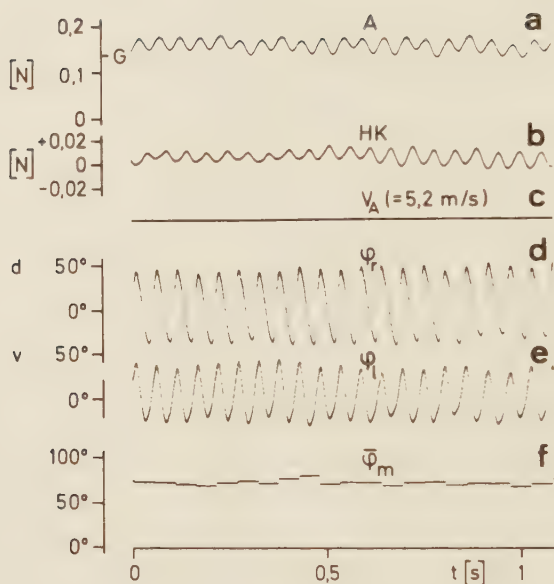


Abb. 18

Typische Registrierung der während des kontinuierlichen Fluges eines fixierten Zeisigs gemessenen Flugparameter (4 s nach dem Start): Auftrieb (A), Horizontalkraft (HK = Vortrieb minus Luftwiderstand), Anströmgeschwindigkeit (V_A), Winkelposition des rechten (linken) Armflügels: φ_r (φ_l), und mittlerer maximaler Flügelschlagwinkel ($\bar{\varphi}_m$). Die Flügelschlagfrequenz läßt sich z.B. aus den der Winkelposition der Armflügel (φ_r , φ_l) entsprechenden Signalen ermitteln.

d = dorsal; G = Körpergewicht des Zeisigs, v = ventral

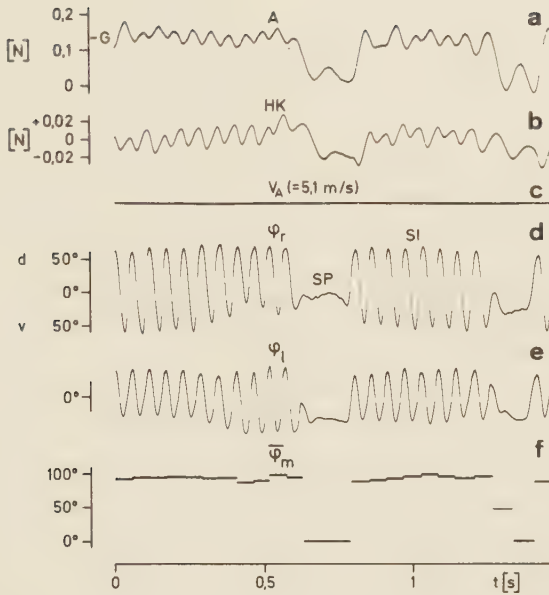


Abb. 19

Typische Registrierung der während des Bogenfluges eines fixierten Zeisigs gemessenen Flugparameter (5 min nach dem Start): Auftrieb (A), Horizontalkraft (HK = Vortrieb minus Luftwiderstand), Anströmgeschwindigkeit (V_A), Winkelposition des rechten (linken) Armflügels: φ_r (φ_l), und mittlerer maximaler Flügelschlagwinkel ($\overline{\varphi}_m$). Die Flügelschlagfrequenz läßt sich z.B. aus den der Winkelposition der Armflügel (φ_r , φ_l) entsprechenden Signalen ermitteln.

In den Schlagpausen werden die Oszillationen der Auftriebs- und Horizontalkraftsignale durch die Schwingung der Meßstange verursacht.

d = dorsal, G = Körpergewicht des Zeisigs, SI = Schlagintervall, SP = Schlagpause, v = ventral

4.4.1. Flügelschlagfrequenz

Beim fixierten Flug vor dem Windkanal ist die Flügelschlagfrequenz direkt nach dem Start, während des kontinuierlichen Fluges am größten (Abb. 20; bis 25,1 Hz; Mittelwert von 7 Tieren: 19,87 Hz; $s_{\bar{x}} = 0,69$). 30 s nach Flugbeginn beträgt sie während der Schlagintervalle des Bogenfluges etwa 18 Hz; um diesen Wert schwankt die Flügelschlagfrequenz während der restlichen Flugzeit; die positive Steigung der von der 30. s bis zur 40. min berechneten Regressionsgeraden ist nicht signifikant.

Die mittlere Flügelschlagfrequenz während der Schlagintervalle des Bogenfluges liegt bei den fixierten Tieren etwa 1 Hz unter der während des Herbstzuges gefilmten frei fliegenden Zeisige ($\bar{f} = 19,4$ Hz, s. Kap. 4.2.).

Aus den Hochfrequenz-Filmaufnahmen der im Labor frei fliegenden Zeisige ließ sich auch deren Flügelschlagfrequenz (von 3 - 4 Flügelschlägen) während der Durchquerung des Aufnahmefeldes bestimmen. Die mittlere Flügelschlagfrequenz von 15 frei fliegenden Zeisigen lag bei 23,4 Hz ($s_{\bar{x}} = 0,24$); die für die einzelnen Tiere errechneten Flügelschlagfrequenz-Mittelwerte schwankten zwischen 21,4 Hz und 24,8 Hz. Diese Daten sind mit den während des kontinuierlichen Fluges (Startsituation) ermittelten Flügelschlagfrequenzen vergleichbar ($\bar{f} = 19,87$, s.o.). Unter den Bedingungen während der Filmaufnahmen (grelle Beleuchtung) liegt die mittlere Flügelschlagfrequenz der Zeisige also etwa 3,5 Hz über der während des kontinuierlichen Fluges.

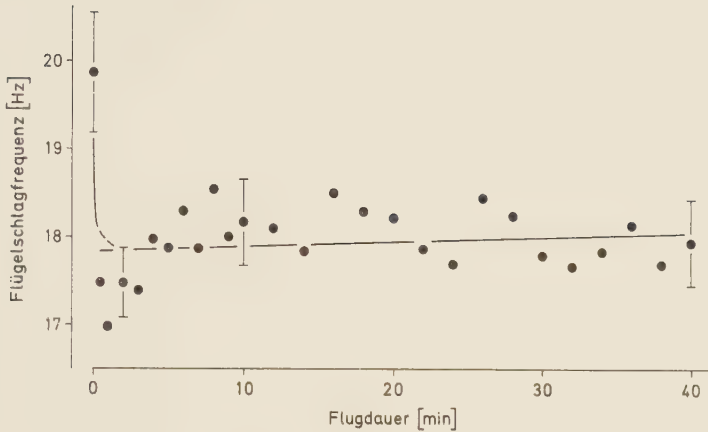


Abb. 20

Abhängigkeit der Flügelschlagfrequenz während der Schlagintervalle von der Flugdauer bei 7 fixiert fliegenden Zeisigen.

Die Regressionsgerade wurde für den Zeitraum zwischen der 30. s und der 40. min nach Flugbeginn berechnet, ihre Steigung ist nicht signifikant.

4.4.2. Flügelschlagwinkel

Mit Hilfe der Miniatur-Bewegungsdetektoren wurde die Auf- und Abbewegung des rechten und linken Armflügels (Winkelposition φ_r , φ_l ; projiziert auf die senkrecht zur Geschirrstange stehende Vertikalebene) quantitativ registriert. Während eines Flügelschlages wird der Armflügel im vortriebskompensierten wie im nicht vortriebskompen-

sierten Flug annähernd vertikal auf- und abbewegt (Abb. 15, 16a, b). Die Winkelposition des rechten und des linken Flügels während des kontinuierlichen Fluges ist in Abb. 18d, e dargestellt; Abb. 19d, e zeigt diese Parameter während eines typischen Bogenflugausschnitts. Die Auf- und Abbewegung der beiden Armflügel erfolgt gleichförmig, die Bahnkurven zeigen einen etwa sinusförmigen Verlauf (Abb. 18, 19, jeweils d und e). Der Abschlag des Armflügels dauert also etwa so lange wie dessen Aufschlag. Die Auf- und Abbewegung des Armflügels erfolgt nicht symmetrisch um die durch das Schultergelenk gehende Horizontale ($\varphi = 0^\circ$), der Flügel wird etwas mehr aufwärts (dorsal) als abwärts (ventral) bewegt. Eine entsprechende Asymmetrie konnte auch bei Haustauben (*Columba livia*; Pennycuik, 1968), Trauerfliegenschnäppern (*Ficedula hypoleuca*; Norberg, 1975) und Scherenschnäbeln (*Rhyncops nigra*; Withers und Timko, 1977) festgestellt werden.

Die Bahnkurven der Winkelpositionen der beiden Flügel sind ebenfalls nicht völlig symmetrisch zueinander, meist differieren sie ein wenig in der Phasenlage und dem maximalen Flügelschlagwinkel ($\varphi_{rm}, \varphi_{lm}$). Die Phasendifferenz beträgt oft nur wenige Winkelgrade.

Die Phasendifferenz und die unterschiedlichen maximalen Flügelschlagwinkel deuten darauf hin, daß die fixiert fliegenden Zeisige Gier- und/oder Rollbewegungen ausführen. Abb. 19 zeigt, daß bei Vergrößerung des einen

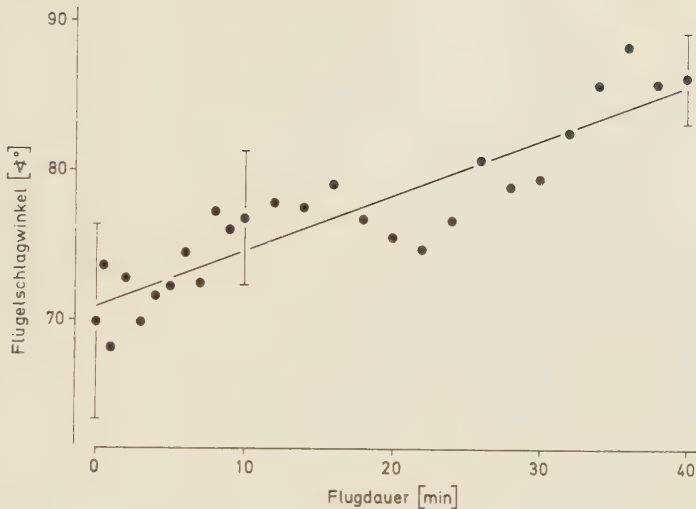


Abb. 21

Abhängigkeit des mittleren maximalen Flügelschlagwinkels von der Flugdauer bei 7 fixiert fliegenden Zeisigen.

Flügelschlagwinkels (φ_{lm}) der andere (φ_{rm}) kleiner wird, der mittlere maximale Flügelschlagwinkel ($\bar{\varphi}_m = \frac{\varphi_{rm} + \varphi_{lm}}{2}$) bleibt dabei annähernd konstant. Diese Änderung der Flugparameter könnte darauf hinweisen, daß der Zeisig seine Gier- und/oder Rollrichtung von links nach rechts gedreht hat (vom Vogel aus betrachtet). Ähnliche Asymmetrien der Flügelbewegungen konnten auch bei fixiert fliegenden Heuschrecken festgestellt werden (Koch, 1977).

Mit einer elektronischen Auswertschaltung läßt sich aus den den Winkelpositionen des rechten und linken Flügels entsprechenden Signalen der mittlere maximale Flü-

gelschlagwinkel ($\bar{\varphi}_m$, s. Kap. 3.6.) ermitteln. Abb. 18f und 19f zeigen die für die beiden Registrierbeispiele ermittelten Werte des mittleren maximalen Flügelschlagwinkels ($\bar{\varphi}_m$); er beträgt etwa 75° in Abb. 18 und 100° in Abb. 19. Die Abhängigkeit des mittleren maximalen Flügelschlagwinkels ($\bar{\varphi}_m$) von der Flugdauer ist in Abb. 21 dargestellt. Mit zunehmender Flugdauer nimmt dieser Winkel ($\bar{\varphi}_m$) zu, die Steigung der Regressionsgeraden ist signifikant. Die relativ großen mittleren Fehler der Mittelwerte ($\pm s_{\bar{x}}$) zeigen, daß die für die 7 einzelnen Tiere ermittelten Werte für $\bar{\varphi}_m$ von den Mittelwerten in Abb. 21 oft erheblich abweichen. Bei länger als 40 min fliegenden Zeisigen bleibt der mittlere maximale Flügelschlagwinkel nach der 40. min weitgehend konstant.

4.5. Analyse der aerodynamischen Flugparameter

Registrierungen der während des kontinuierlichen Fluges und des Bogenfluges bei fixiert fliegenden Zeisigen gemessenen aerodynamischen Parameter Auftrieb (A, Abb. 1) und Horizontalkraft (HK, Vortrieb minus Luftwiderstand) sind in Abb. 18a, b und 19a, b dargestellt.

4.5.1. Vortrieb und Flugeigengeschwindigkeit

Die von einem fixiert fliegenden Zeisig in der Horizontalen erzeugte Kraft, der Vortrieb (V , Abb. 1), läßt sich nur dann messen, wenn der Vogel nicht von der Luftströmung des Windkanals angeblasen wird. Bei Luftanströmung von vorn ist dem Vortrieb (V) der Luftwiderstand (W) des angeströmten Tieres entgegengerichtet. Dieser Luftwiderstand (W) setzt sich aus dem Luftwiderstand des Vogelkörpers und dem der schlagenden Flügel zusammen. Da es bisher nicht möglich ist, den Luftwiderstand der schlagenden Flügel zu messen, kann der Betrag des Gesamt-Luftwiderstandes (W) eines im Luftstrom eines Windkanals fliegenden Tieres nicht bestimmt werden (Zarnack, 1972). Meßbar ist bei einem angeströmten, fliegenden Zeisig nur die Differenz zwischen Vortrieb und Luftwiderstand, diese Meßgröße wird als Horizontalkraft (HK) bezeichnet. Ist der Vortrieb (V) gleich dem Luftwiderstand (W), so ist die Horizontalkraft (HK) Null (vortriebskompensierter Flug); ist der Vortrieb (V) größer als der Luftwiderstand (W), so ist die Horizontalkraft positiv.

Die Abhängigkeit des Luftwiderstandes (W) von der Anströmgeschwindigkeit (V_A) kann nur für den Vogelkörper ermittelt werden. Abb. 22 zeigt den Luftwiderstand (W) von 2 nicht fliegenden Zeisigen (Körperanstellwinkel $\alpha = 25^\circ$) in Abhängigkeit von der Anströmgeschwindigkeit (V_A) (jeder Punkt entspricht dem Mittelwert von 3 bei gleicher Anströmgeschwindigkeit gemessenen Werten).

Die Luftwiderstandskurven der beiden Vogelkörper zei-

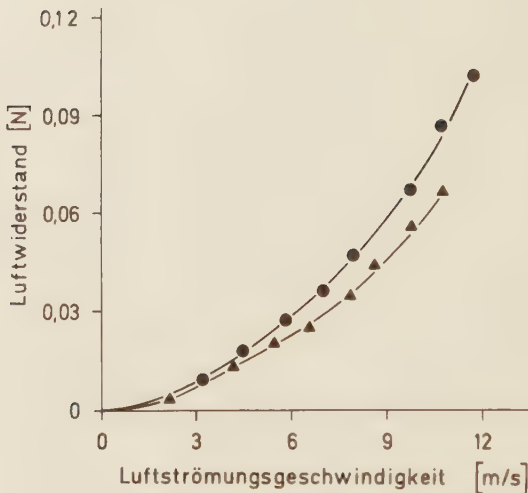


Abb. 22

Abhängigkeit des Luftwiderstandes von 2 Zeisigen von der Anströmgeschwindigkeit. Die Flügel waren an den Körper angelegt; der Körperanstellwinkel (α) betrug 25° .

Der eine Zeisig (Kreissymbole) wog 0,135 N, der andere Vogel (Dreieckssymbole) 0,11 N.

gen einen parabolischen Verlauf, die Kurven unterscheiden sich aber in den Absolutbeträgen (bei $V_A = 5$ m/s um 0,0029 N; bei $V_A = 10$ m/s um 0,0147 N). Diese Differenz dürfte durch die unterschiedliche Größe der beiden Zeisige bedingt sein. Ähnliche parabolische Luftwiderstandskurven konnten für die Körper von Zebrafinken (Csicsáky, 1977), Wüstenheuschrecken (Weis-Fogh, 1956) und Wanderheuschrecken (Gewecke, 1975) gefunden werden.

Der während des fixierten Fluges erzeugte Vortrieb (V)

kann also nur gemessen werden, wenn die Vögel ohne Luftanströmung fliegen. Unter diesen Bedingungen ($V_A = 0 \text{ m/s}$) fliegen die Zeisige normalerweise nicht, einige Tiere zeigen jedoch bisweilen nach Beendigung der Luftanströmung noch einige Schlagintervalle. Der mittlere Vortrieb dieser Schlagintervalle beträgt $0,038 \text{ N}$ (Mittelwert von 10 Tieren, $s_{\bar{x}} = 0,0052$; pro Tier wurde der Mittelwert von 10 Schlagintervallen berechnet).

Zur Simulation der während des freien Fluges herrschenden Luftströmungsverhältnisse wird das fixiert fliegende Tier von der Luftströmung des Windkanals so angeblasen, daß sein Vortrieb (V) gleich dem entgegengesetzt gerichteten Luftwiderstand (W) ist, die mittlere Horizontalkraft ist dann Null (Abb. 18 b, 19 b). Die Anströmgeschwindigkeit (V_A) wird also indirekt vom Tier selbst eingestellt; sie entspricht damit der vom Vogel gewählten Flugeigengeschwindigkeit. Bei den fixiert fliegenden Zeisigen ist dieses Kräftegleichgewicht zwischen Vortrieb (V) und Luftwiderstand (W) nur bei Anströmgeschwindigkeiten (V_A) zwischen 4 m/s und 8 m/s möglich (z.B. $5,1 \text{ m/s}$ bzw. $5,2 \text{ m/s}$, Abb. 19, 18). Bei niedrigeren oder höheren Anströmgeschwindigkeiten (V_A) wird der Flug fast stets eingestellt (s.S.55).

Abb. 23 zeigt die Abhängigkeit der Flugeigengeschwindigkeit (=Anströmgeschwindigkeit (V_A) beim vortriebskompensierten Flug) von der Flugdauer. Nach dem Start bis

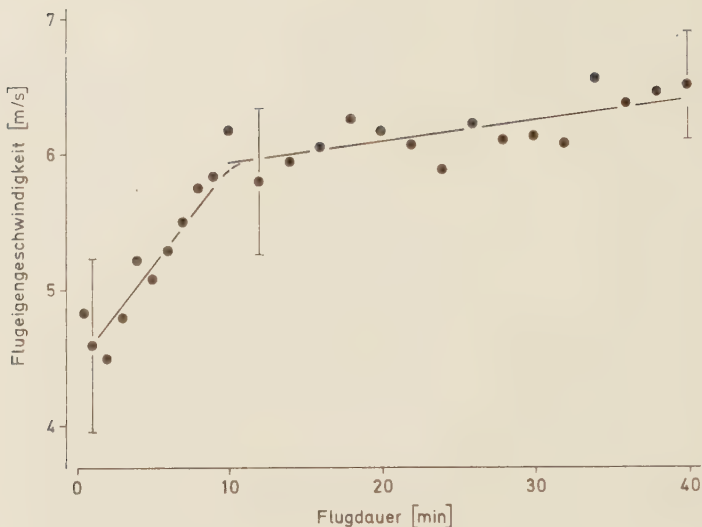


Abb. 23

Abhängigkeit der Flugeigengeschwindigkeit von der Flugdauer bei 7 fixiert fliegenden Zeisigen. (Berechnung der Regressionsgeraden: s. Text)

zur 9. Flugminute nimmt die Flugeigengeschwindigkeit relativ stark zu (um 1,3 m/s); die Steigung der Regressionsgeraden ist signifikant. Von der 10. bis zur 40. Flugminute erhöht sich die Flugeigengeschwindigkeit zwar signifikant, aber nur sehr wenig (um 0,27 m/s in 30 min). Nach der 40. min steigt die Flugeigengeschwindigkeit nicht weiter an, sondern schwankt nur um den bei etwa 6,2 m/s liegenden Mittelwert.

Während des vortriebskompensierten Fluges haben die fixierten Zeisige einen Körperanstellwinkel von $3 - 10^\circ$ (s. Kap. 4.3.). Werden sie mit einem Körperanstellwinkel

(χ) von über 25° fixiert, so fliegen die Vögel niemals vortriebskompensiert. Sie erzeugen einen so geringen Vortrieb, daß zur Kompensation Strömungsgeschwindigkeiten unter 4 m/s benötigt werden. Da die Tiere bei diesen Anströmgeschwindigkeiten ($V_A < 4$ m/s) den Flug einstellen, kann ein Kräftegleichgewicht zwischen Vortrieb (V) und Luftwiderstand (W) nicht hergestellt werden. Die (negative) Horizontalkraft (HK) schwankt um den Punkt, auf den das angeströmte Tier auf Grund seines Luftwiderstandes zurückgetrieben wird. Auch bei diesen nicht vortriebskompensierten Flügen, die bis zu 45 min dauern können, kann eine Zunahme der Horizontalkraft und damit des Vortriebs mit zunehmender Flugdauer festgestellt werden.

Die mit der Hochfrequenzkamera gefilmten, im Labor frei fliegenden Zeisige haben einen Körperanstellwinkel (χ) von etwa 25° (s. Abb. 17), die mittlere Flugeigengeschwindigkeit (hier = Fluggrundgeschwindigkeit) beträgt bei 16 Vögeln 2,70 m/s ($s_{\bar{x}} = 0,08$). Nach Durchfliegen des mit über 100 000 lx ausgeleuchteten Bildfeldes reduzieren die Zeisige ihren Körperanstellwinkel (χ) auf annähernd 0° . Betrachtet man die bei den frei fliegenden Zeisigen ermittelten Flugeigengeschwindigkeiten (2,7 m/s) als charakteristisch für den festgestellten Körperanstellwinkel ($\chi = 25^\circ$), so wäre dies eine Erklärung für die Nicht-Kompensierbarkeit der mit gleichem Körperanstellwinkel (χ) fixiert fliegenden Vögel (s.o.).

Bei schwachem Rotlicht (entspricht Beleuchtung beim fixierten Flug) schwirren frei fliegende Zeisige annähernd auf der Stelle, bisweilen fliegen sie auch langsam vor-

wärts, stoßen sie dann aber gegen ein Hindernis, so gleiten sie zu Boden und beginnen nie erneut zu fliegen. Auf plötzliche Bewegungen des Beobachters reagieren die Vögel nicht; sie fliegen jedoch bei unerwarteten Geräuschen oder Vibrationen der Sitzstange sofort auf; die allgemeine Sensibilität der Zeisige wird anscheinend nicht durch die geringe Beleuchtungsstärke reduziert.

Anhand der Hochfrequenz-Filmaufnahmen (500 Bilder/s) wurde untersucht, ob die Zeisige sich während eines Flügelschlages gleichmäßig, d.h. mit konstanter Beschleunigung, vorwärts bewegen. Hierzu wurde ein Flügelschlag in die 3 folgenden, leicht erkennbaren Phasen eingeteilt: höchste Flügelstellung - Mitte des Abschlages (Flügel-längsachse horizontal) (I); Mitte des Abschlages - tiefste Flügelstellung (II); tiefste Flügelstellung - höchste Flügelstellung (III). Es wurde die mittlere Fluggeschwindigkeit in jeder dieser 3 Phasen innerhalb von je 4 Flügelschlägen von 10 Tieren ermittelt. Sie beträgt in Phase I 2,61 m/s ($\bar{s}_x = 0,14$), in Phase II 2,80 m/s ($\bar{s}_x = 0,15$) und in Phase III 2,67 m/s ($\bar{s}_x = 0,12$). Die Fluggeschwindigkeitsdifferenz von 0,19 m/s zwischen Phase I und II ist hoch signifikant ($P = 0,006$), die Differenz von 0,13 m/s zwischen Phase II und III ist ebenfalls gesichert ($P = 0,025$). Zwischen den Fluggeschwindigkeiten in Phase I und Phase III besteht jedoch kein signifikanter Unterschied ($P = 0,30$). Die Zeisige bewegen sich also innerhalb eines Flügelschlages während der zweiten Hälfte des Abschlages schneller vorwärts als während der anderen bei-

den Schlagphasen.

Auch Haustauben bewegen sich während des Flügelabschlages schneller vorwärts als während des Flügelaufschlages (Brown, 1953).

4.5.2. Auftrieb

Die von einem fixiert fliegenden Zeisig entgegen der Schwerkraft erzeugte Kraft, der Auftrieb (A), ändert sich in den ersten 30 s nach Flugbeginn stark (Abb. 24). Direkt nach dem Start, während des kontinuierlichen Fluges (Abb. 10a), beträgt der mittlere Auftrieb 0,197 N (Mittelwert von 7 Zeisigen, $s_{\bar{x}} = 0,014$); er ist damit um 47 % größer als das mittlere Körpergewicht der Tiere (0,134 N; $s_{\bar{x}} = 0,002$). Der Auftrieb sinkt innerhalb von 30 s nach dem Start so stark ab, daß er dann gegen Ende des kontinuierlichen Fluges und während der Schlagintervalle des Bogenfluges bei etwa 50 % der Zeisige ungefähr gleich dem Körpergewicht ist (Abb. 10a, b; 18a, 19a). Der von den übrigen Zeisigen während der Schlagintervalle erzeugte Auftrieb ist um 15 - 30 % kleiner als das jeweilige Körpergewicht. Nach der 1. Flugminute bis zur 40. min ändert sich der Betrag dieser Luftkraft nicht mehr signifikant, der mittlere Auftrieb schwankt um den Mittelwert von 0,11 N ($s_{\bar{x}} = 0,001$, Abb. 24). Die Änderung des mittleren Auftriebs in Abhängigkeit von der Flugdauer zeigt im vortriebskompenzierten Flug (Abb. 24) wie im nicht vortriebskompenzierten Flug einen ähnlichen Verlauf.

Der mittlere Auftrieb während der Schlagintervalle

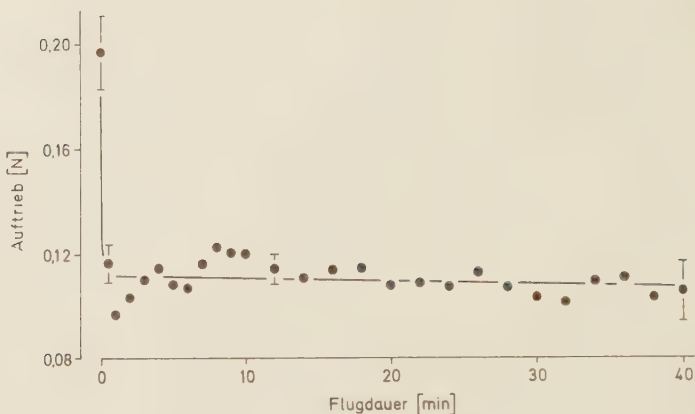


Abb. 24

Abhängigkeit des mittleren Auftriebs während der Schlagintervalle von der Flugdauer bei 7 fixiert fliegenden Zeisigen. Das mittlere Körpergewicht der Zeisige liegt bei 0,134 N. Die Regressionsgerade wurde für den Zeitraum von der 1. bis zur 40. min nach Flugbeginn berechnet.

des Bogenfluges bleibt nur dann annähernd konstant, wenn auf den fixiert fliegenden Zeisig keinerlei unerwartete optische oder akustische Reize einwirken. Hierauf reagiert der Vogel mit einer kurzzeitigen verstärkten Auftriebserzeugung (Abb. 25). Dieses Verhalten dürfte als Schreckreaktion zu betrachten sein (z.B. auslösbar durch kurzes Aufleuchten eines Lichtstrahls einer Taschenlampe, Aufblitzen des Blitzgerätes, Verschlußgeräusch der Kamera). Der vor der Störung erzeugte Auftriebswert wird nach 3 - 10 s nach der Reizeinwirkung wieder erreicht.

Da der Auftrieb während des ungestörten Fluges gemessen werden soll, müssen die Geräusch- und Beleuchtungs-

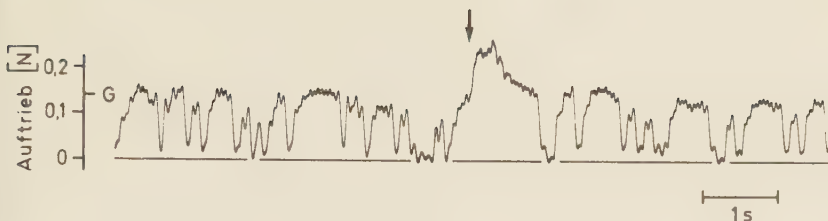


Abb. 25

Aufzeichnung des beim Bogenflug eines fixierten Zeisigs registrierten Auftriebssignals.

➡: der Zeisig wurde für weniger als 1 s mit dem Lichtstrahl einer Taschenlampe beleuchtet. Daraufhin entwickelt der Vogel kurzzeitig erheblich mehr Auftrieb.
G = Körpergewicht des Zeisigs

verhältnisse während eines Versuches völlig konstant gehalten werden. Aus diesem Grund kann auch der mittlere maximale Flügelschlagwinkel ($\overline{\varphi}_m$) nicht fotografisch registriert werden (wie z.B. bei Gewecke, 1972b).

Der Auftriebsabfall nach Flugbeginn beruht nicht auf der Nachwirkung der bei der Flugauslösung (s. Kap. 4.1.) einwirkenden Reize, denn auch die wenigen, spontan begonnenen längeren Flüge zeigen diese Auftriebsreduzierung. Diese für die fixiert fliegenden Zeisige typische maximale Auftriebserzeugung bei Flugbeginn wird auch bei Kleinvögeln in der Natur festgestellt. Nach dem Start fliegen sie erst einige Sekunden aufwärts, d.h. sie erzeugen einen Auftrieb, der größer als das Körpergewicht ist. Sobald die Vögel eine gewisse Höhe über dem Boden erreicht haben, fliegen sie im Mittel in konstanter Flughöhe vorwärts, der mittlere Auftrieb entspricht nun

dem Körpergewicht.

Während der Schlagpausen sinkt der Auftrieb nicht völlig auf Null ab, da durch die Anströmung des Vogelkörpers ein geringer Auftrieb passiv erzeugt wird (Abb. 10b, 19a, 25).

4.6. Korrelationen der kinematischen und aerodynamischen Flugparameter

Die von den Zeisigen aktiv erzeugten Luftkräfte Auftrieb (A) und Vortrieb (V) entstehen durch die Bewegung der Flügel während der Schlagintervalle. Im Gegensatz zum Auftrieb (A) kann der Vortrieb (V) nur dann gemessen werden, wenn der Zeisig nicht von der Luftströmung des Windkanals angeblasen wird. Bei Luftanströmung kann nur die Horizontalkraft (HK) ermittelt werden; die Horizontalkraftänderung ist bei konstanter Anströmgeschwindigkeit ein Maß für die Vortriebsänderung (s. Kap. 3.6., 4.5.1.).

Von den die Flügelbewegung charakterisierenden kinematischen Parametern wurden die Flügelschlagfrequenz (f) und der mittlere maximale Flügelschlagwinkel ($\overline{\varphi}_m$) kontinuierlich zusammen mit den Luftkräften Auftrieb (A) und Horizontalkraft (HK) registriert. Um signifikante gleichsinnige Änderungen bei diesen kinematischen und aerodynamischen Flugparametern zu ermitteln, wurden mit Hilfe der Korrelationsanalyse bei 10 Zeisigen alle 6 möglichen Flugparameterkombinationen auf deren stochastischen Zusammenhang untersucht. Es wurden für jedes Tier je Parameterkombination 20 Wertepaare ausgewertet,

die kontinuierlich erfaßt wurden, sobald das Tier nach dem Start bei konstanter Luftanströmung vortriebskompensiert flog (s. Kap. 3.6.). In Tabelle 2 sind die Flugparameterkombinationen, bei denen die Parameter signifikant korreliert sind (Signifikanzniveau: 5 %) durch ein Kreuz (+) hervorgehoben.

Bei allen 10 Zeisigen besteht ein signifikanter linearer stochastischer Zusammenhang zwischen dem Auftrieb (A) und der Flügelschlagfrequenz (f, Abb. 26). Die Korrelationskoeffizienten (r) der Regressionsgeraden liegen zwischen 0,71 und 0,93 ($\bar{r} = 0,82$). Die gestrichelte Linie in Abb. 26 zeigt die Regressionsgerade der Auftriebs- und Flügelschlagfrequenzmittelwerte von jedem der 10 unter-

Tabelle 2: Korrelationsanalyse der 6 Kombinationen der 4 Flugparameter Flügelschlagfrequenz (f), mittlerer maximaler Flügelschlagwinkel ($\bar{\varphi}_m$), Auftrieb (A) und Horizontalkraft (HK) bei 10 fixierten Zeisigen. Signifikante Korrelationen sind durch ein Kreuz (+) gekennzeichnet (Signifikanzniveau: 5 %).

Tier	A/f	HK/f	A/ $\bar{\varphi}_m$	HK/ $\bar{\varphi}_m$	$\bar{\varphi}_m$ /f	HK/A
1	+			+		
2	+	+	+	+	+	+
3	+	+	+	+		+
4	+			+		
5	+			+		
6	+	+	+	+	+	+
7	+			+		
8	+			+		
9	+	+	+	+	+	+
10	+	+		+		

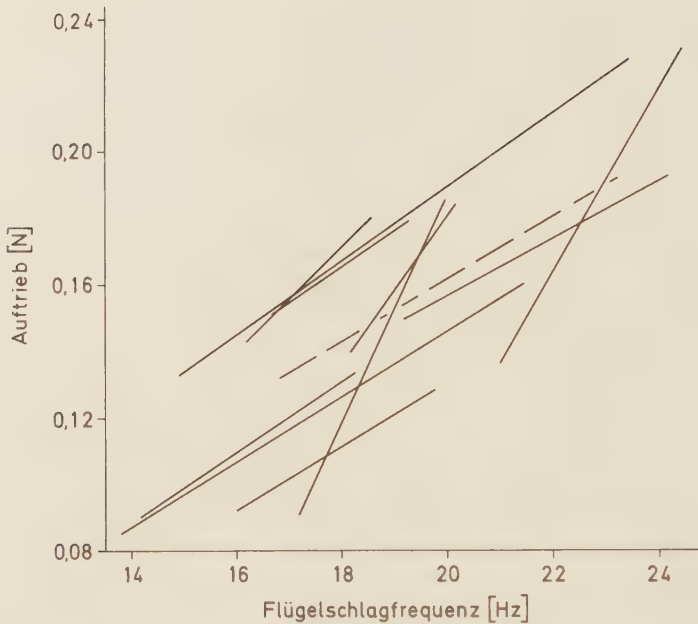


Abb. 26

Korrelation zwischen Auftrieb und Flügel Schlagfrequenz bei fixiert fliegenden Zeisigen.

Die 10 durchgezogenen Geraden entsprechen den Regressionsgeraden, die für die 20 Wertepaare von jedem der 10 Tiere berechnet wurden. Die gestrichelte Linie entspricht der Regressionsgeraden der Mittelwerte der 10 Zeisige.

suchten Zeisige. Auch hier ist die Korrelation zwischen den beiden Parametern signifikant. Sie gilt also nicht nur für jeden einzelnen Zeisig, sondern auch für die untersuchte Gruppe, d.h. einige Tiere erzeugen viel Auftrieb und zeigen dann eine hohe Flügel Schlagfrequenz, andere Tiere erzeugen wenig Auftrieb und ihre Flügel Schlagfrequenz ist dann niedrig. Die signifikante Korrelation dieser beiden Parameter

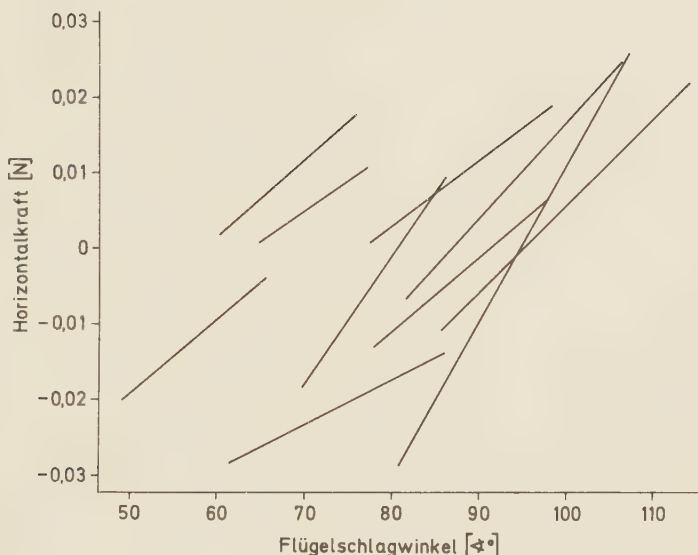


Abb. 27

Korrelation zwischen der Horizontalkraft und dem mittleren maximalen Flügel Schlagwinkel bei fixiert fliegenden Zeisigen. Die 10 Geraden entsprechen den Regressionsgeraden, die für die 20 Wertepaare von jedem der 10 Tiere berechnet wurden.

läßt sich auch beim nicht vortriebskompensierten Flug nachweisen.

Auch zwischen dem mittleren maximalen Flügel Schlagwinkel ($\bar{\varphi}_m$) und der um den Nullpunkt schwankenden Horizontalkraft (HK) läßt sich stets ein signifikanter linearer Zusammenhang feststellen (Abb. 27); die Korrelationskoeffizienten (r) der Regressionsgeraden liegen zwischen 0,75 und 0,94 ($\bar{r} = 0,84$). Eine Korrelation zwischen diesen beiden Parametern läßt sich für die untersuchte Gruppe (anhand der Mittelwerte von jedem der 10 Tiere) nicht nachweisen. Dies ist verständlich, da die Horizontalkraft nur eine

Relativgröße ist, die im vortriebskompensierten Flug über die in der Horizontalebene zu messenden Kraftschwankungen um den Nullpunkt (= Kompensationspunkt) bei der jeweiligen Anströmgeschwindigkeit (V_A) Auskunft gibt. Es besteht jedoch für die untersuchte Gruppe eine signifikante Korrelation zwischen der Änderung des mittleren maximalen Flügelschlagwinkels ($\Delta \bar{\varphi}_m$) und der Änderung der Horizontalkraft (ΔHK).

Auch zwischen dem mittleren maximalen Flügelschlagwinkel ($\bar{\varphi}_m$) und der Flugeigengeschwindigkeit besteht ein signifikanter stochastischer Zusammenhang. Dies läßt sich anhand der den Abb. 21 und 23 zugrunde liegenden Mittelwerten belegen. Da die Flugeigengeschwindigkeit im Gegensatz zum mittleren maximalen Flügelschlagwinkel ($\bar{\varphi}_m$) nicht linear mit zunehmender Flugdauer ansteigt (Abb. 23), ändern sich die beiden Parameter nicht linear; ihr Zusammenhang läßt sich angenähert durch eine nach oben gekrümmte Potenzfunktion beschreiben.

Bei den 4 anderen Flugparameterkombinationen ändern sich die jeweiligen Parameter nur bei einzelnen (3-5) Tieren signifikant gleichsinnig. Die von den Tieren Nr. 2,6,9 vorliegenden Daten zeigen jedoch, daß alle Parameter miteinander korreliert sein können.

Stets gekoppelt ist also bei einem Zeisig nur die Änderung von Auftrieb (A) und Flügelschlagfrequenz (f) bzw. von Horizontalkraft (HK) und mittlerem maximalem Flügelschlagwinkel ($\bar{\varphi}_m$). Diese stochastischen Beziehungen gelten sowohl für den kontinuierlichen Flug als auch für die Schlag-

intervalle des Bogenfluges.

Alle diese Befunde lassen vermuten, daß die Zeisige Auftriebsänderungen vor allem durch Flügelschlagfrequenzänderungen und Horizontalkraftänderungen (Vortriebsänderungen) durch Änderung des mittleren maximalen Flügelschlagwinkels erzeugen (s. Kap. 5.2.).

4.7. Einfluß der Brustfedern auf das Flugverhalten

Die ersten Hinweise auf das Vorkommen von Luftströmungs-Sinnesorganen bei den Zeisigen wurden dadurch gegeben, daß der fixierte Flug durch Luftanströmung ausgelöst und aufrecht erhalten werden kann. So fliegen viele Zeisige nach "Windkanal-Sprungreizen" oder nach "Luftturbulenzstimulation" der Brustfederregion (s. Kap. 4.1.). Werden dagegen andere Körperpartien wie z.B. Kopf oder Rücken durch Luftanströmung gereizt, so lassen sich nur selten Flügelschlagbewegungen auslösen. Länger dauernde Flüge (bis 2,5 Stunden) können nur dann erreicht werden, wenn die Zeisige von der Luftströmung des Windkanals angeblasen werden. Nach Einstellen dieser Luftanströmung wird der Flug meist sofort beendet.

Um diese Hinweise bezüglich der Funktion der Brustfedern für die Flugsteuerung zu quantifizieren, wurde die Brustfederregion der Zeisige 6 - 12 min nach Flugbeginn mit einer synthetischen Haut überzogen (durch Aufsprühen von Flint, s. Kap. 3.5.) und die vor und nach dem Ein-

griff registrierten Flugparameter Flügelschlagfrequenz, Auftrieb und Flugeigengeschwindigkeit analysiert. Durch die etwa $20\mu\text{m}$ dicke künstliche Flint-Haut werden die Brustfedern annähernd in der Lage fixiert, in der sie sich zum Zeitpunkt des Einsprühens befinden. Dieser Eingriff verändert die Schwingungseigenschaften der Brustfedern, die Federn können nicht mehr wie bisher im Rhythmus der Flügelschlagbewegungen schwingen (s. Abb. 30). Die in der Haut an den Federbasen gelegenen Rezeptoren (z.B. Herbstsche Körperchen, freie Nervenendigungen) werden durch diese, den Federn aufliegende Acrylsäure-ester-Schicht nicht geschädigt (s. S. 28).

Nach dem Einsprühen der Brustfedern fliegen etwa die Hälfte der Zeisige weiter. Dies zeigt, daß bei den Zeisigen die Aufrechterhaltung des fixierten Fluges nicht an die Vibration der Brustfedern gebunden ist. Die anderen Tiere, die nach dem Einsprühen den Flug beenden, fliegen nach ein- bis mehrmaliger Labyrinth-Reizung (s. Kap. 4.1., d) meist wieder. Um die durch diesen Flugneubeginn bzw. die Flint-Behandlung bedingten kurzzeitigen Flugparameteränderungen zu eliminieren, wurden die Flugparameter erst 1 min nach diesem Eingriff ausgewertet.

Die in Abb. 28 dargestellten Registrierbeispiele zeigen, daß sich das Flugmuster nach Verkleben der Brustfedern ändert: die Dauer der Schlagpausen wird reduziert, und die Anzahl und Dauer der Schlagintervalle erhöht sich. Folglich nimmt die Anzahl der Flügelschläge/s Gesamtflug-

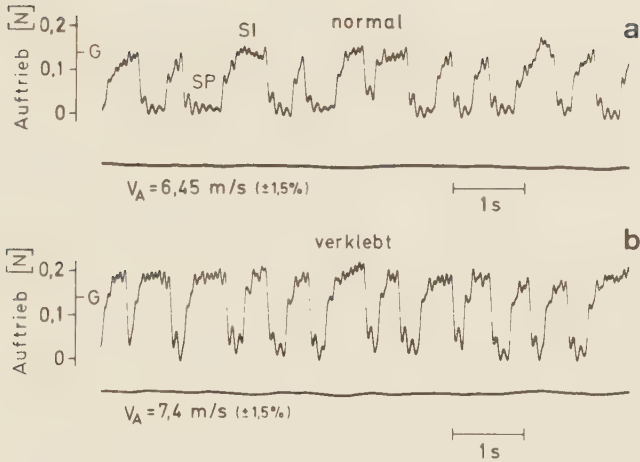


Abb. 28

Ein typischer Ausschnitt aus dem Bogenflug eines fixierten Zeisigs vor (a) und nach (b) Verkleben der Brustfedern. Die jeweils obere Kurve zeigt das registrierte Auftriebssignal, die untere Linie gibt die Luftströmungsgeschwindigkeit (V_A) des Windkanals an. Während der Schlagintervalle (SI) entspricht diese Geschwindigkeit der Flugeigengeschwindigkeit des Zeisigs. Die Oszillationen des Auftriebssignals während der Schlagpausen (SP) werden durch die gedämpfte Schwingung der Meßstange bewirkt (vergl. Abb. 10b). G = Körpergewicht des Zeisigs

zeit zu. In den 6 min vor dem Eingriff liegt die mittlere Anzahl der Flügelschläge/s Gesamtflugzeit bei den 8 untersuchten Zeisigen bei etwa 9 Hz (je min wurde die Anzahl der Flügelschläge während der ersten 15 s der Gesamtflugzeit ermittelt, also während der für Schlagintervalle und Schlagpausen benötigten Zeit). Nach Verkleben

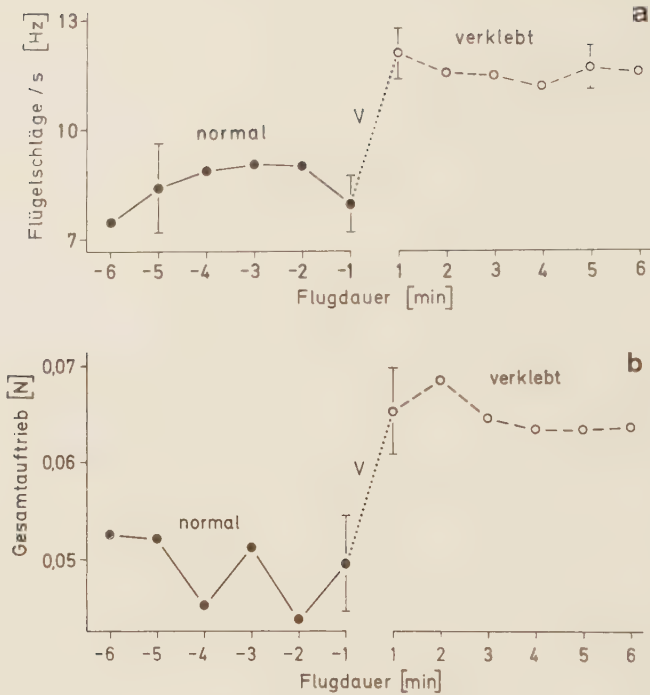


Abb. 29

Die mittlere Anzahl der Flügelschläge/s Gesamtflugzeit (a) und der mittlere Gesamtauftrieb (b) von 8 fixiert fliegenden Zeisigen, gemessen im Abstand von einer min, 6 min vor (ausgefüllte Kreise) und 6 min nach (offene Kreise) der Verklebung (V) der Brustfedern.

der Brustfedern erhöht sich die mittlere Anzahl der Flügelschläge/s Gesamtflugzeit auf etwa 12 Hz (Abb. 29a); diese Differenz ist signifikant ($P = 0,014$).

Auch der mittlere Gesamtauftrieb (der pro min für jeweils 10 s über Schlagintervalle und Schlagpausen gemittelte Auftrieb) ändert sich nach der Brustfederverklebung in ähnlicher Weise (Abb. 29b) wie die Anzahl der

Flügelschläge/s Gesamtflugzeit (Abb. 29a). Die signifikante Zunahme des mittleren Gesamtauftriebs nach der Brustfederverklebung läßt sich ebenfalls durch die Abnahme der Schlagpausendauer und der Zunahme von Anzahl und Dauer der Schlagintervalle erklären. Nach der Verklebung der Brustfedern nimmt bei den Zeisigen auch der während der Schlagintervalle erzeugte mittlere Auftrieb zu und übersteigt dann oft das Körpergewicht (Abb. 28b). Die Flugeigengeschwindigkeit und folglich der erzeugte Vortrieb werden durch die Brustfederverklebung z.T. ebenfalls erhöht, nach der Verklebung der Federn fliegen einige Zeisige schneller als vor dem Eingriff (Abb. 28a, b). Das Verkleben der Brustfedern hat also einen stimulierenden Einfluß auf das Flugverhalten.

Selbst wenn sich die Beträge der Flugparameter Auftrieb (A) und Vortrieb (V) während der Schlagintervalle durch das Verkleben der Brustfedern nicht verändern würden, würde durch die Zunahme von Anzahl und Dauer der Schlagintervalle die pro s Gesamtflugzeit aktiv erzeugte resultierende Luftkraft (L) und damit der Energieverbrauch zunehmen.

Ergänzende Versuche mit einem Lokalanaesthetikum bestätigten den hemmenden Einfluß der im Flügelschlagrhythmus schwingenden Brustfedern auf das Flugverhalten (s.S. 111). Bei diesen Versuchen wurden 6 Zeisigen 0,1 ml einer 1% Lidocain-Lösung im Brustbereich subcutan injiziert; hierdurch wurde dieser Bereich für etwa 1 Stunde unerregbar. Nach Injektion nimmt die Schlagpausendauer während des Bogenfluges

wie bei der Flint-Behandlung (s.o.) ab, folglich steigt die Anzahl der Flügelschläge/s Gesamtflugzeit. Nach Kontrollinjektion unter die Rückenhaut läßt sich dagegen keine Änderung des Flugmusters feststellen.

Eine weitere Auswirkung der Verklebung der Brustfedern wie auch der Lidocain-Injektion besteht in einer Verlängerung des kontinuierlichen Fluges, d.h. die erste Schlagpause nach dem Start tritt später auf.

Bei der Interpretation der Wirkung der Brustfederverklebung wurde davon ausgegangen, daß durch den Eingriff die durch den Flügelschlagwind erzeugten rhythmischen Schwingungen dieser Federn eliminiert oder zumindest verändert werden. Es wurde bisher jedoch nicht gezeigt, daß die Federn durch den Flügelschlagwind zum Schwingen angeregt werden.

Abb. 30 zeigt die bei einer Anströmgeschwindigkeit (V_A) von 6,0 m/s direkt vor den Brustfedern gemessene resultierende Anströmgeschwindigkeit (V_{Are}) bei einem fixiert fliegenden Zeisig. Sie schwankt innerhalb eines Flügelschlages zwischen 6 m/s und 4,4 m/s, also um etwa 1,6 m/s; V_{Are} hat seinen Minimalwert gegen Ende des Flügelabschlages erreicht.

Mit Hilfe des von Heinzel (1978) gebauten kleinen Windkanals (s. Kap.3.4.) wurde untersucht, ob mit einer Frequenz von 18 Hz auftretende Luftströmungsgeschwindigkeitsschwankungen von 1 m/s (Schwingungsbreite) die Brustfedern in Schwingung versetzen. Bei Einwirkung dieser Strömungsmodulation auf die Brustfedern (bei einer Anströmge-

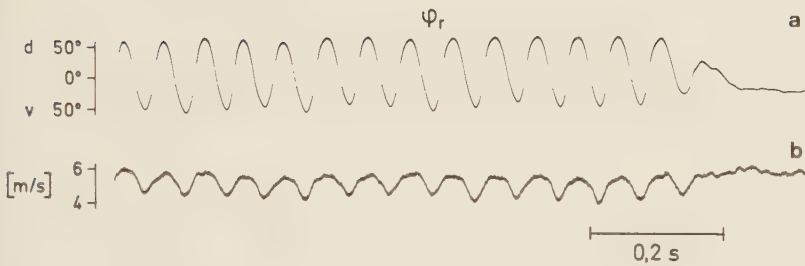


Abb. 30

Rhythmische Schwankungen der durch den Flügelschlagwind modulierten Luftströmungsgeschwindigkeit (b) vor der Brustfederregion während eines jeden Flügelschlages (a) eines fixiert fliegenden Zeisigs.

a) kontinuierlich registrierte Winkelposition des rechten Armflügels (φ_r); die nicht abgebildete Winkelposition des linken Flügels zeigt einen ähnlichen Zeitverlauf;
b) bei einer Anströmgeschwindigkeit (V_A) von 6 m/s direkt vor der Brustfederregion gemessene durch den Flügelschlagwind modulierte Luftströmungsgeschwindigkeit; d = dorsal, v = ventral

schwindigkeit (V_A) von 5,5 m/s) schwingen deren Spitzen um etwa 3° im Rhythmus der vorgegebenen Frequenz (die Frequenz der schwingenden Brustfedern wurde mit einer positionsempfindlichen Fotodiode ermittelt (s. Heinzel, 1978). Die direkt vor der Brustfederregion gemessenen Geschwindigkeitsschwankungen von 1,6 m/s der durch den Flügelschlagwind modulierten Luftströmungsgeschwindigkeit lassen die Brustfedern vermutlich um mehr als 3° schwingen.

In Abhängigkeit von der Anströmgeschwindigkeit (V_A) ändert sich auch die statische Auslenkung der Brustfedern (Abb. 31). Zwischen 0 und 4 m/s nimmt die Auslenkung der Brustfedern annähernd parabolisch, bei Anströmgeschwin-

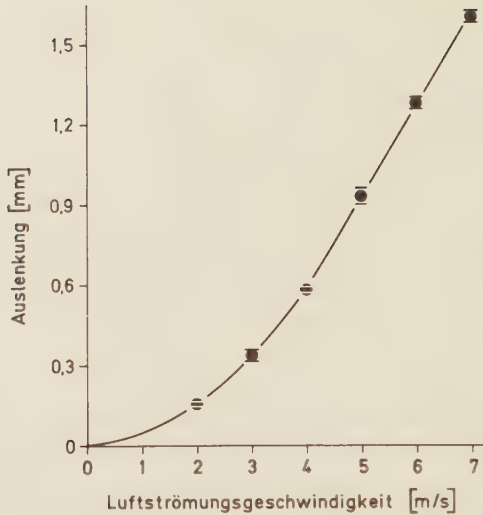


Abb. 31

Die Abhängigkeit der Auslenkung der Brustfederspitzen von der Luftströmungsgeschwindigkeit; der Körperanstellwinkel (α) der Zeisige betrug etwa 10° . Die Kurvenpunkte entsprechen den Mittelwerten von 4 Zeisigen.

digkeiten (V_A) von 4 - 7 m/s dagegen fast linear zu. Bei konstanter angeströmter Fläche der Federn wäre eine parabolische Abhängigkeit der Brustfederauslenkung von der Anströmgeschwindigkeit auf Grund der Beziehung $w \sim V_A^2$ (Dubs, 1966) zu erwarten. Da mit zunehmender Anströmgeschwindigkeit jedoch die angeströmte Fläche der Federn durch deren zunehmende Auslenkung reduziert wird, ist die in Abb. 31 dargestellte, nicht parabolische Brustfederauslenkung zu erklären. Diese statische Federauslenkung könnte zusammen mit den Federschwingungen der adäquate Reiz des Luftströmungs-Sinnesorgans "Brustfederregion" sein (s. Kap. 5.3.).

4.8. Flügelmuskelerregung bei Luftanströmung

Die Brustfedern der Zeisige wirken gemeinsam mit Mechanorezeptoren in der Haut als Luftströmungs-Sinnesorgan. Um zu untersuchen, ob ein fixierter, nicht fliegender Vogel die Anströmgeschwindigkeit der Luft messen kann, wurde die Muskelerregung eines Flügelmuskels (Musculus extensor metacarpi radialis longus, Abb. 8) vor, während und nach Anströmung der Brustregion registriert. (Die Flügel waren so fixiert, daß der Zeisig nicht fliegen konnte.) - Die Versuchsergebnisse sind nur dann eindeutig, wenn ein positives Ergebnis vorliegt. Andernfalls ist es möglich, daß die durch Luftanströmung im Sinnesorgan (Brustfederregion) entstehende Erregung nicht bis auf den untersuchten Flügelmuskel durchgeschaltet wird.

Bei einem nicht angeströmten Vogel sind kaum Muskel-potentiale abzuleiten; nach einem Luftströmungs-Sprungreiz von 0 m/s auf 4 - 7 m/s (Zeitkonstante: 2 - 3 ms) ist nach 20 - 30 ms Latenzzeit jedoch eine starke Muskelerregung meßbar (Abb. 32a), die etwa 7 s nach Reizbeginn auf einen annähernd konstanten Wert abgefallen ist. Wird der Wind abgeschaltet, so sinkt die Summenpotential-Impulsfrequenz innerhalb von 2 s annähernd auf Null (Abb. 32b). Die von dem untersuchten Flügelmuskel abzuleitende Erregung erhöht sich also bei Luftanströmung des Zeisigs (bei $V_A \geq 4$ m/s).

Um zu untersuchen, ob die Frequenz der Summenpotentiale von der Anströmgeschwindigkeit abhängt, wurden 7 Tiere

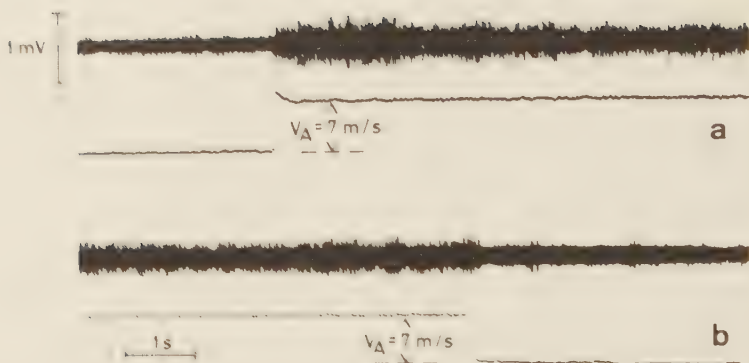


Abb. 3)

Zeitsche Registrierung der bei einem Zeisig vom Musculus extensor metacarpi radialis longus abgeleiteten Summenpotentiale (jeweils obere Kurve) vor und nach Luftanströmung der Brustfederregion mit 7 m/s; der Luftströmungs-Sprungreiz wird durch die jeweils untere Kurve dargestellt.

- dem in ruhender Luft fixierten Zeisig wird ein Luftströmungs-Sprungreiz von 0 m/s auf 7 m/s gegeben;
- die Luftanströmung wird nach 30 s eingestellt (negativer Sprungreiz):

v_A = Anströmgeschwindigkeit

Die Zeisig wurden Luftströmungs-Sprungreizen mit Anströmgeschwindigkeiten von 2, 3, 4, 5, 6, 7 m/s ausgesetzt und für jede Anströmgeschwindigkeit der Zeitverlauf der mittleren Summenpotential-Impulsfrequenz ermittelt. (Sie entspricht dem Mittelwert der bei den 5 Luftströmungs-Sprungreizen zum jeweils gleichen Zeitpunkt nach Reizbeginn innerhalb

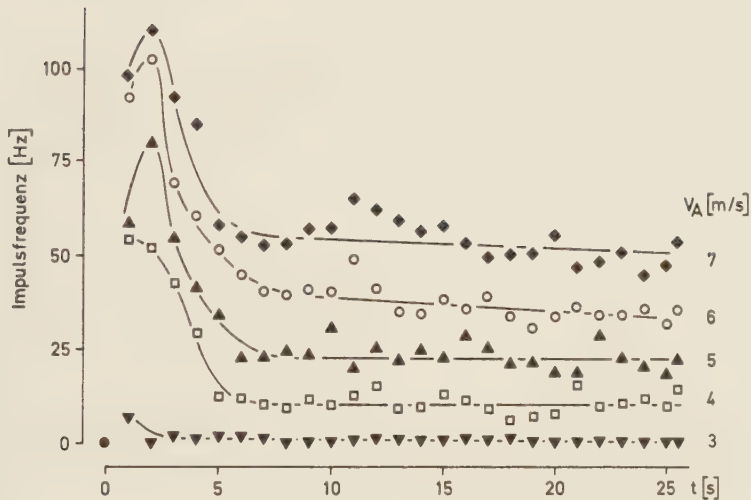


Abb. 33

Zeitverlauf der vom Musculus extensor metacarpi radialis longus abgeleiteten mittleren Summenpotential-Impulsfrequenz nach Luftströmungs-Sprungreizen mit unterschiedlichen Anströmgeschwindigkeiten (V_A) bei einem nicht fliegenden Zeisig. Die Punkte, die Mittelwerte von 5 Sprungreizen darstellen, geben die mittlere Impulsfrequenz für jeweils ein Zeitintervall von 1 s an, das vor dem Punkt liegt. Zum Zeitpunkt $t = 0$ s ist die Impulsfrequenz Null (schwarzes Kreissymbol).

von 1 s festgestellten Impulsfrequenzen.)

Abb. 33 zeigt exemplarisch für einen Zeisig den Zeitverlauf der mittleren Impulsfrequenz bei den verschiedenen Anströmgeschwindigkeiten (V_A , s.o.). Bei Anströmgeschwindigkeiten von 3 - 7 m/s zeigt die Muskelerregung in Abhängigkeit von der Zeit einen phasisch-tonischen Verlauf. Nach dem Sprungreiz steigt die Impulsfrequenz innerhalb von 1 - 2 s auf ihren Maximalwert an, danach fällt sie bis zur 7.s auf

einen Wert ab, der sich in der Folgezeit kaum noch ändert. Die Impulsfrequenzkurven werden mit zunehmender Anströmgeschwindigkeit (V_A) zu höheren Impulsfrequenzen verschoben. Die bei Anströmgeschwindigkeiten (V_A) von 3 - 7 m/s in Abständen von 1 m/s ermittelten Impulsfrequenzkurven überschneiden sich nicht (Abb. 33). Bei diesen Luftströmungsgeschwindigkeiten liefert die jeweils vorliegende Impulsfrequenz den Zeisigen eine eindeutige Information über die Anströmgeschwindigkeit (V_A), wenn gleichzeitig die Zeit seit Beginn des Sprungreizes verrechnet wird. Die nicht fliegenden Tiere müßten die Anströmgeschwindigkeit (V_A) also ermitteln können. Ob diese vorliegende Information von den Vögeln verwertet wird und Verhaltensreaktionen bedingt, kann durch Muskelableitungen allein nicht ermittelt werden. Hierzu müßten entsprechende verhaltensphysiologische Versuche durchgeführt werden. (Bei einer Anströmgeschwindigkeit von 2 m/s können keine Erregungsänderungen nach Einwirken des Luftströmungs-Sprungreizes festgestellt werden.)

Bei den fixierten Zeisigen sind auch Muskelableitungen während des Fluges möglich. Abb. 34 zeigt eine Registrierung der während des Bogenfluges abgeleiteten Summenpotentiale. Die Abstände der regelmäßig auftretenden, etwa 5 mV hohen Summenpotentialgruppen entsprechen den zeitlichen Abständen der einzelnen Flügelschläge. In Vorversuchen wurde dies durch Messung des Flügelschlagwindes bewiesen (s. Kap. 4.7., Abb. 30).



Abb. 34

Vom *Musculus extensor metacarpi radialis longus* abgeleitete Summenpotentiale während des Bogenfluges eines fixierten Zeisigs bei einer Anströmgeschwindigkeit von 6 m/s. Während der Schlagintervalle (SI) treten im Flügelschlagrhythmus (ca. 18 Hz) Gruppen von etwa 5 mV hohen Muskelpotentialen auf, welche in den Schlagpausen (SP) aussetzen. Die Anzahl dieser Potentialgruppen entspricht der Anzahl der Flügelschläge.

4.9. Senkreflex

Ein fallender Zeisig öffnet stets nach einer kurzen Fallstrecke (ca. 10 cm) seine Flügel und fliegt (Senkreflex). Diese Verhaltensreaktion wird durch die Reizung des Labyrinths während der Fallbewegung ausgelöst (Groebbels, 1929). Die Zeit vom Beginn des Fallens bis zum Ausbreiten der Flügel wurde als die Reaktionszeit des Zeisigs definiert (s. Kap. 3.9.); sie ließ sich mit der in Abb. 9 dargestellten Apparatur messen. Mit dieser Versuchsanordnung wurde der Einfluß verschiedener Reize auf die mittlere Reaktionszeit (Mittelwert von 10 Reaktionszeiten eines Tieres bei konstanten Versuchsbedingungen, s. Kap. 3.9.) untersucht.

a) Einfluß der Brustfedern

In ruhender Luft ($V_A = 0$ m/s) fallende Zeisige öffnen nach 100,3 ms die Flügel (Mittelwert der mittleren Reaktionszeiten (= MmR) von 11 Tieren; $s_{\bar{x}} = 3,1$). Nach Verkleben der Brustfederregion mit Tesaband beträgt diese Reaktionszeit (MmR) der 11 Tiere 98,8 ms ($s_{\bar{x}} = 2,7$); eine MmR von 97,0 ms ($s_{\bar{x}} = 3,0$) ergibt sich nach Entfernung des Tesabandes. Bei den 11 Tieren nimmt die mittlere Reaktionszeit bei verklebten Brustfedern gegenüber der der Normalsituation (Mittelwert der mittleren Reaktionszeiten vor und nach dem Eingriff) fünfmal geringfügig zu und sechsmal geringfügig ab. Die Verklebung der Brustfedern hat also bei in ruhender Luft fallenden Zeisigen keinen Einfluß auf die Reaktionszeit beim Senkreflex ($P = 0,97$).

Werden die Zeisige an der Unterseite mit stark turbulenter Preßluft angeströmt (s. Kap. 3.9.), so beträgt der Mittelwert der mittleren Reaktionszeiten (MmR) von 12 Tieren 112,6 ms ($s_{\bar{x}} = 2,1$), nach der Brustfederverklebung mit Tesaband steigt dieser Wert auf 129,4 ms ($s_{\bar{x}} = 6,8$) an. Der nach Entfernung der Brustfederverklebung ermittelte MmR von 111,9 ms ($s_{\bar{x}} = 4,0$) zeigt, daß der um 15,3 % größere Mittelwert der mittleren Reaktionszeiten (MmR) bei verklebten Brustfedern gegenüber der Normalsituation nicht durch Ermüdung der Zeisige bedingt ist. Diese Zunahme des MmR bei verklebten Brustfedern ist hochsignifikant ($P = 0,0026$). Auch nach Einsprühen der Brustfedern mit Flint nimmt der MmR zu. Diese Brustfeder-Verklebungsmethode wurde hier jedoch

nur vereinzelt angewandt, da nach der Flint-Aufsprühung die Reaktionszeit unter Normalbedingungen nicht mehr ermittelt werden kann.

Diese Ergebnisse zeigen, daß die Brustfedern bei Anströmung mit turbulenter Luft einen stimulierenden Einfluß auf die Reaktionszeit beim Senkreflex haben.

Bei der Haustaube konnten Bilo und Bilo (1978) bei elektrophysiologischen Untersuchungen nachweisen, daß nach der Labyrinthreizung die Flügelmuskelerregung bei gleichzeitiger Anströmung der Unterseite der Taube größer ist als ohne Anströmung.

b) Einfluß des Sehvermögens

In einer zweiten Versuchsserie wurde untersucht, ob die Reaktionszeit beim Senkreflex durch optische Informationen beeinflusst wird. Hierzu wurde den Zeisigen das die Augen abdeckende Tesaband (s. Kap. 3.9.) entfernt; die Tiere erhielten nun beim Fallen eine entsprechende optische Rückmeldung.

Bei 11 Zeisigen beträgt der Mittelwert der mittleren Reaktionszeiten bei verklebten Augen 102,3 ms ($\bar{s}_x = 2,4$), bei unverklebten Augen liegt er bei 105,5 ms ($\bar{s}_x = 3,3$), und anschließend bei verklebten Augen ergibt sich ein MmR von 100,6 ms ($\bar{s}_x = 4,5$). Bei den 11 Tieren nimmt die mittlere Reaktionszeit bei unverklebten Augen gegenüber dem Mittelwert der beiden mittleren Reaktionszeiten bei

verklebten Augen sechsmal zu und fünfmal ab. Die Reaktionszeit wird also offensichtlich nicht durch optische Orientierungsmöglichkeiten der fallenden Zeisige beeinflusst ($P = 0,80$). Dies gilt sowohl für Tiere, die mit turbulenter Luft angeströmt werden, als auch für in ruhender Luft untersuchte Zeisige.

c) Einfluß des Zehenkontaktes

Bei den fixierten Zeisigen kann der Flug u.a. durch den Zehenreflex ausgelöst werden (s. Kap. 4.1.); ergreifen die fixierten Vögel während des Fluges einen Gegenstand mit den Zehen, so wird der Flug augenblicklich eingestellt. In einer dritten Versuchsserie wurde der Einfluß des Zehenkontaktes auf die Reaktionszeit beim Senkreflex untersucht.

Bei 13 Zeisigen, die mit turbulenter Luft angeströmt wurden, betrug der Mittelwert der mittleren Reaktionszeiten vor der Versuchsserie mit Zehenkontakt 112,1ms ($s_{\bar{x}} = 2,2$) und danach 113,8 ms ($s_{\bar{x}} = 4,3$). Halten sich die Zeisige aber mit den Zehen an der Tesaband-Brustverklebung fest, so fallen sie bis auf die Weichplastiköffnung des Preßluftschlauches (45 cm Fallstrecke), ohne die Flügel zu öffnen ($P < 0,002$). In ruhender Luft fallende Zeisige öffnen auch innerhalb der 1,1 m langen Fallstrecke ihre Flügel i. allg. nicht. Dies zeigt, daß durch Kontakt der Zehen mit einem Gegenstand der Senkreflex mindestens

während einer 1 m langen Fallstrecke aufgehoben wird. Diese Unterdrückung des Senkreflexes kann auch dann beobachtet werden, wenn dem Zeisig ein Gegenstand auf die Unterseite der Zehen geklebt wird.

Auch Bilo und Bilo (1978) konnten bei der Taube feststellen, daß die Muskelantwort auf Labyrinthreize fast ganz verschwindet, sobald die Füße der Taube eine Sitzstange umgreifen.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß die Reaktionszeit beim Senkreflex unabhängig von der optischen Orientierungsmöglichkeit des Zeisigs ist; bei Anströmung mit turbulenter Luft nimmt die Reaktionszeit nach Verkleben der Brustfedern zu; haben die Tiere Zehenkontakt, so wird der Senkreflex mindestens während einer 1 m langen Fallstrecke aufgehoben.

5. Diskussion

5.1. Fixierter Vogelflug

In der vorliegenden Arbeit wird eine Methode beschrieben, die es gestattet, Kleinvögel fixiert fliegen zu lassen. Hierbei werden simultan und kontinuierlich die folgenden Flugparameter registriert: Flügelschlagfrequenz (f), Winkelposition beider Armflügel (φ_r, φ_l), Auftrieb (A) und Vortrieb (V) bzw. Horizontalkraft (HK) und Flugeigengeschwindigkeit ($= V_A$).

Die bei fixiert fliegenden Vögeln gewonnenen, z.B. verhaltens- oder stoffwechselphysiologischen Ergebnisse dürfen nicht uneingeschränkt auf den freien Flug in der Natur übertragen werden, denn die Bewegungsfreiheit der fixierten Tiere ist gegenüber der im freien Flug behindert. Das Wollfadenkorsett erlaubt zwar gewisse Roll-, Gier- und Neigungsbewegungen, bei diesen Verhaltensreaktionen erhalten die Zeisige durch die druckempfindlichen Hautrezeptoren jedoch vom freien Flug abweichende Informationen. Verschiedene Sinnesorgane werden also im fixierten Flug überwiegend anders als im freien Flug gereizt.

Um die beim fixierten Flug herrschenden Bedingungen an die des nicht beschleunigten freien Fluges anzugleichen, müssen sich beim fixierten Flug die am Vogel angreifenden antagonistischen Kräfte im Gleichgewicht befinden. Dieses Kräftegleichgewicht kann fest- bzw. eingestellt werden,

wenn die fliegenden Zeisige an einer Flugwaage fixiert sind, mit der die erzeugten aerodynamischen Kräfte Auftrieb (A) und Vortrieb (V) gemessen werden können (Abb. 5). Dem Auftrieb ist das Körpergewicht des Vogels entgegengerichtet und dem Vortrieb der Luftwiderstand des Vogels, wenn das Tier in der Luftströmung des Windkanals fliegt (Abb. 1).

Im fixierten Flug kann der Auftrieb nicht durch die Regelkreise eingestellt werden, die im freien Flug arbeiten (Gewecke, 1975). Sie sind im fixierten Flug aufgeschnitten, da die als Meßglieder dienenden Rezeptoren meist nicht oder nur unphysiologisch gereizt werden. So wird der fixierte Vogel beim Sinkflug nicht stärker von unten bzw. beim Steigflug stärker von oben angeströmt. Auch eine entsprechende optische Rückmeldung fehlt; das Labyrinth wird nicht wie im freien Flug gereizt, usw.. Eine Information über den erzeugten Auftrieb könnte der Vogel höchstens durch den Druck der Geschirrstange auf die Rückenhaut erhalten. Es scheint jedoch sehr unwahrscheinlich, daß die von den Drucksensoren der Haut festgestellte Kräfteinwirkung dem Tier eine verwertbare Information über den erzeugten Auftrieb liefert, da dieses Meßsystem völlig unphysiologisch ist.

Im Gegensatz zum Auftrieb erhält der fixierte Zeisig über den während der Schlagintervalle erzeugten Vortrieb eine Information durch die Anströmgeschwindigkeit (V_A) der Luft ähnlich wie im freien Flug. Diese vom Windkanal

erzeugte Luftströmungsgeschwindigkeit wird so eingestellt, daß während der Schlagintervalle der Luftwiderstand des Vogels gleich seinem Vortrieb ist (vortriebskompensierter Flug, $V - W = 0$). Wenn dann auch noch der Auftrieb dem Körpergewicht entspricht, herrscht bei diesem fixierten Flug annähernd die gleiche aerodynamische Situation wie im freien, unbeschleunigten, horizontalen Schlagflug.

Dieses Gleichgewicht der antagonistischen Kräfte tritt bei den fixiert fliegenden Zeisigen oft während des kontinuierlichen Fluges und während der Schlagintervalle des Bogenfluges auf (Abb. 10a, b, 18, 19). Folglich müßten die in diesen Situationen gemessenen kinematischen Parameter auf den unbeschleunigten, freien Flug übertragbar sein.

Auf Grund des Bogenflugmusters erhält man nur während der Schlagintervalle verwertbare und auf den freien Flug übertragbare Informationen, weil die dort während der Schlagpausen herrschende aerodynamische Situation den fixiert fliegenden Zeisigen nicht simuliert werden kann. Im freien Flug werden die Flügel während der Schlagpausen des Bogenfluges an den Körper angelegt, und das Tier bewegt sich auf Grund seines Impulses auf einer leicht abwärts geneigten, bogenförmigen Bahn vorwärts. Die hierbei auftretende Abnahme von Fluggeschwindigkeit und Flughöhe ist nur gering (Csicsáky, 1977). Beim fixierten Flug werden die Flügel während der Schlagpausen ebenfalls an den Körper angelegt; der Vogel erfährt in dieser Versuchssituation zu Beginn des Schlagintervalls nur einen Kraft-

stoß, der zu Beginn der Schlagpause durch die Gegenkraft der Meßstange der Flugwaage vernichtet wird. Folglich wird der Vortrieb Null; gemessen wird in der Horizontalen nur noch der Luftwiderstand des Vogelkörpers. Beim fixierten Flug ist es also nicht möglich, die im freien Flug während der Schlagpausen auftretenden Luftkraftänderungen zu simulieren.

Trotz der aerodynamisch unphysiologischen Situation während der Schlagpausen des Bogenfluges dürfte die Untersuchung der fixiert fliegenden Zeisige bei verschiedenen ungeklärten Fragen über den Vogelflug weiterhelfen.

Die Schlagintervalle des Bogenfluges, in denen sich die antagonistischen aerodynamischen Kräfte im Mittel im Gleichgewicht befinden, dauern lang genug (0,3 s, Tab. 1), um die kinematischen Parameter zu analysieren. (Die von Bilo 1971 und 1972 durchgeführten Analysen der Flügelkinematik eines frei fliegenden Haussperlings basieren auf einem einzigen, innerhalb von 100 ms aufgenommenen Hochfrequenzfilm.) Während der Schlagintervalle entsprechen die Versuchsbedingungen bei den fixiert fliegenden Zeisigen denen von fixiert fliegenden Insekten, bei denen die aerodynamischen und kinematischen Parameter untersucht wurden (Nachtigall, 1966; Zarnack, 1972). Wie bei Insekten lassen sich nun auch bei Vögeln diese Parameter korrelieren (s. Kap. 4.6.). Da bei den fixierten Zeisigen Muskelableitungen während des Fluges möglich sind (Kap. 4.8.), läßt sich nun auch die neurale und neuromuskuläre Steuerung des Fluges untersuchen.

Erste Ergebnisse hierzu liegen für einige Kolibriarten vor (Hagiwara et al., 1968). Auch das zeitliche Kontraktionsmuster verschiedener Muskeln während eines Flügelschlages bzw. bei Flugsteuerungsreaktionen läßt sich im fixierten Flug durch simultane Ableitung von den beteiligten Muskeln ermitteln. Entsprechende Untersuchungen liegen bisher nur von Insekten vor (z.B. Wilson, 1968; Zarnack und Möhl, 1977). Der fixierte Flug ermöglicht auch verschiedene verhaltensphysiologische Untersuchungen. So läßt sich z.B. der Einfluß einzelner Sinnesorgane auf den Flug und dessen Steuerung analysieren.

5.2. Flugparameter

Die meisten Kleinvögel bewegen sich während des Streckenflugs nach dem Bogenflugmuster vorwärts; sie beschleunigen sich mit einer Serie von Flügelschlägen schräg-aufwärts, legen dann die Flügel an den Körper an und bewegen sich auf einer leicht abwärts geneigten bogenförmigen Bahn vorwärts. Ist die Ausgangshöhe, d.h. die Höhe zu Beginn des vorhergehenden Schlagintervalls erreicht, so schlägt der Vogel erneut mit den Flügeln (Nachtigall, 1974). Der Bogenflug ist nach der Auffassung der meisten Autoren als besonders energiesparende Form des Streckenfluges anzusehen (Nachtigall, 1974; Csicsáky, 1977, hier ausführliche Diskussion des Bogenfluges).

Die Flugeigengeschwindigkeit während des Bogenfluges

liegt bei frei fliegenden Zeisigen bei 14 m/s (Schütz, 1971). Im fixierten Flug schwankt sie zwischen 4 m/s und 8 m/s, meist liegt sie bei etwa 6 m/s (s. Kap. 4.5.1.). Freier und fixierter Flug unterscheiden sich u.a. durch die optischen Orientierungsmöglichkeiten. Im freien Flug erhält der Vogel eine der Vorwärtsbewegung entsprechende optische Rückmeldung, die während des fixierten Fluges fehlt. Hierbei wird der Zeisig nur von sehr schwachem Rotlicht angeleuchtet. Diese Beleuchtungsverhältnisse sind notwendig, da der fixierte Flug nur dann aufrecht erhalten wird, wenn der Vogel seine stationäre Umwelt nicht sieht; anderenfalls wird der Flug nach wenigen Flügelschlägen eingestellt. Frei fliegende Zeisige erzeugen bei den während des fixierten Fluges herrschenden Beleuchtungsverhältnissen nur sehr wenig Vortrieb oder führen einen Schwirrflug auf der Stelle aus (Kap. 4.5.1.). Entsprechende Feststellungen konnten Williams und Teal (1973) bei Haussperlingen machen, die mit verklebten Augen frei flogen. Auch Brieftauben, die getrübe Haftschaalen trugen, flogen erheblich langsamer als die Kontrolltiere (Schlichte, 1973). Die geringere Flugeigengeschwindigkeit beim fixierten Flug im Vergleich zum freien Flug dürfte also auf die fehlende optische Orientierungsmöglichkeit zurückzuführen sein, denn ohne Sichtkontrolle ist eine Reduzierung der Flugeschwindigkeit eine wirkungsvolle Maßnahme, um gefährliche Kollisionen zu vermeiden. Frei fliegende Singvögel ändern vermutlich aus diesem Grund ihr Flugverhalten bei Nacht ebenfalls. Es wird ein größerer Individualabstand im Trupp

eingehalten, und die mittlere Zughöhe nimmt um 300 m zu (Bruderer und Winkler, 1976).

Im freien Flug bei schwachem Rotlicht beträgt der Körperanstellwinkel (α) der Zeisige etwa 45° , es wird nur sehr wenig Vortrieb erzeugt (s. Kap. 4.5.1.). Werden die Tiere mit einem ähnlich großen Anstellwinkel (α) fixiert, so erzeugen sie ebenfalls fast keinen Vortrieb. Fixiert man die Zeisige dagegen mit einem Körperanstellwinkel (α) von $3 - 10^{\circ}$, so fliegen sie meist mit einer Flugeigengeschwindigkeit von 5 - 6 m/s. Durch den vorgegebenen Körperanstellwinkel (α) von $3 - 10^{\circ}$ verkleinert sich der Flügelschlagebenenwinkel (ψ) im Vergleich zum Schwirrflug, da die Zeisige den Winkel zwischen Flügelschlagebene und Körperlängsachse weitgehend konstant halten (Kap. 4.3.).

Bei Vögeln wird die Fluggeschwindigkeit vermutlich primär durch den gewählten Körperanstellwinkel (α) und den dadurch bedingten Flügelschlagebenenwinkel (ψ) vorgegeben (Torre-Bueno, mdl.). Ein großer Flügelschlagebenenwinkel (ψ) ist typisch für den Flug auf der Stelle, beim Übergang vom Flug auf der Stelle zum Geradeausflug verkleinert sich dieser Winkel, um sein Minimum beim Geradeausflug zu erreichen (Zimmer, 1943; Pennycuick, 1968; Rüppell, 1971; Nachtigall, 1974). Die Fluggeschwindigkeit steigt annähernd umgekehrt proportional zum Flügelschlagebenenwinkel (Pennycuick, 1968).

Sowohl bei Bienen (Esch, Nachtigall und Kogge, 1975) als auch bei Fliegen (Vogel, 1966) konnte gezeigt werden, daß die Flugeigengeschwindigkeit mit ab-

nehmendem Körperanstellwinkel (α) zunimmt. Die höchsten Geschwindigkeiten wurden sogar bei leicht negativen Körperanstellwinkeln gemessen.

Nach dem Flugbeginn der fixierten Zeisige ist die Flügelschlagfrequenz hoch (19,9 Hz, s. Abb. 20); der erzeugte Auftrieb ist größer als das Körpergewicht der Tiere. Innerhalb von 30 s nach dem Start ist die Flügelschlagfrequenz auf etwa 18 Hz abgefallen; der Auftrieb wird annähernd auf den Betrag des Körpergewichts reduziert. Beim frei fliegenden Kanarienvogel (Demoll, 1930) und bei Amsel und Star (Oehme, 1963) wurde beim Start ebenfalls eine erhöhte Flügelschlagfrequenz festgestellt. Diese Verhaltensweise könnte durch eine Sollwert-Verstellung bedingt sein: zu Versuchsbeginn erzeugen die Zeisige durch eine hohe Flügelschlagfrequenz viel Auftrieb, um eine bestimmte Höhe zu erreichen; nachdem sie eine entsprechend lange Zeit einen Steigflug durchgeführt haben, wird die Flügelschlagfrequenz und dadurch der Auftrieb so reduziert, daß er dem Körpergewicht entspricht. Bei den fixiert fliegenden Heuschrecken konnte ebenfalls eine Abnahme von Flügelschlagfrequenz und Auftrieb mit zunehmender Flugdauer festgestellt werden. Auch hier wird vermutet, daß die Reduzierung dieser Parameter nach dem Start auf eine Sollwert-Verstellung zurückzuführen ist (Gewecke, 1972a).

Für die Zeisige gilt jedoch nicht in jedem Fall, daß sie bei Flügelschlagfrequenzen zwischen 19 und 20 Hz einen Auftrieb erzeugen, der größer als ihr Körpergewicht ist (s.o.). So wurde bei den Hochfrequenz-Filmaufnahmen

der frei fliegenden Zeisige eine mittlere Flügelschlagfrequenz von 23,4 Hz ermittelt; die Vögel flogen hierbei annähernd horizontal. In dieser Situation wird durch die Änderung von weiteren Flugparametern, wie z.B. Körperanstellwinkel (α) und Flügelschlagebenenwinkel (ψ , s. Kap. 4.3.) die für die fixierten, vortriebskompensiert fliegenden Vögel ermittelte Beziehung zwischen den Beträgen von Flügelschlagfrequenz und Auftrieb verändert.

Die während der Schlagintervalle erzeugte resultierende Luftkraft (L, Abb. 1) läßt sich in eine vertikale Luftkraftkomponente, den Auftrieb (A), und eine horizontale Luftkraftkomponente, den Vortrieb (V), zerlegen. Die Größe dieser beiden Luftkraftkomponenten hängt ab von verschiedenen kinematischen Parametern wie z.B. Flügelanstellwinkel (α), Flügelverwindung, Flügelschlagfrequenz (f) und mittlerem maximalem Flügelschlagwinkel ($\bar{\varphi}_m$). Die beiden letzten Parameter wurden bei den fixiert fliegenden Zeisigen kontinuierlich gemeinsam mit den Luftkraftkomponenten gemessen. Mit Hilfe von Korrelationsanalysen aller 6 möglichen Kombinationen dieser Parameter konnte für 10 Zeisige gezeigt werden, daß im fixierten, vortriebskompensierten Flug mit zunehmender Flügelschlagfrequenz (f) stets der Auftrieb (A) signifikant zunimmt und daß bei Vergrößerung des mittleren maximalen Flügelschlagwinkels ($\bar{\varphi}_m$) stets signifikant die Horizontalkraft (HK) und damit der Vortrieb (V) anwächst. Flügelschlagfrequenz und Auftrieb bzw. mittlerer maximaler

Flügelschlagwinkel und Horizontalkraft sind also miteinander positiv korreliert. Signifikante Beziehungen zwischen Flügelschlagfrequenz und Horizontalkraft bzw. Flügelschlagwinkel und Auftrieb konnten nur vereinzelt festgestellt werden (bei 3 - 5 der 10 Tiere, s. Tab. 2).

Die signifikante, lineare Änderung von Flügelschlagfrequenz und Auftrieb bzw. von mittlerem maximalem Flügelschlagwinkel und Horizontalkraft beweist jedoch nicht, daß die Änderung des jeweiligen kinematischen Parameters auch der Grund für die Änderung des betreffenden aerodynamischen Parameters ist. Um dies endgültig beurteilen zu können, müßten erst alle anderen kinematischen Parameter gemessen und deren Beziehungen zu der jeweiligen Luftkraftkomponente analysiert werden.

Trotz dieser Einschränkungen lassen die festgestellten signifikanten Korrelationen vermuten, daß die vortriebskompensiert fliegenden Zeisige Auftriebsänderungen durch Flügelschlagfrequenzänderungen und Horizontalkraftänderungen (Vortriebsänderungen) durch Änderung des mittleren maximalen Flügelschlagwinkels erzeugen.

Bereits Lilienthal (1889) erkannte, daß Auftrieb und Vortrieb am Vogelflügel überwiegend räumlich getrennt erzeugt werden. Auf Grund der unterschiedlichen Flügelverwindung und der unterschiedlichen Flügelanstellwinkel (α) im proximalen und distalen Flügelteil erzeugt der Armflügel hauptsächlich Auftrieb, der Handflügel dagegen über-

wiegend Vortrieb (v. Holst, 1943; Zimmer, 1943; Herzog, 1968; Bilo, 1971; Nachtigall, 1974; Hummel und Möllenstädt, 1977).

Nach der stationären Prandtl'schen Tragflügeltheorie müßten Flügelschlagfrequenzänderungen bzw. Flügelschlagwinkeländerungen bei einem schwingenden Plättchen (Flügelmodell) Änderungen von Auftrieb und Vortrieb bewirken. Der Vogelflügel ist jedoch sehr viel komplizierter gebaut als eine schwingende Platte, da der proximale und distale Flügelteil unterschiedlich bewegt werden können. So kann die fehlende Korrelation zwischen Flügelschlagfrequenz und Horizontalkraft z.B. darauf beruhen, daß bei Flügelschlagfrequenzänderungen gleichzeitig ein anderer kinematischer Parameter, z.B. der Anstellwinkel (α), so geändert wird, daß die Horizontalkraft konstant bleibt. Außerdem darf nach v. Holst und Küchemann (1941) die stationäre Prandtl'sche Tragflügeltheorie auf den fixierten Flug des Zeisigs nicht angewandt werden, da beim Bogenflug die reduzierte Frequenz $\nu = \frac{f \cdot s}{V_A} \approx 0,29$ ist (s = Flügel-länge = 9,5cm; f = mittlere Flügelschlagfrequenz = 18,2 Hz; V_A = Anströmgeschwindigkeit = 6,0m/s); während des kontinuierlichen Fluges beträgt ν etwa 0,39. Bei ν -Werten von 0,1 bis 0,2 kann man die instationären Einflüsse vernachlässigen und annehmen, daß zu jedem Zeitpunkt die Strömungsverhältnisse herrschen, die im stationären Fall vorkommen würden. Bei höheren reduzierten Frequenzen (hier $\nu = 0,29 - 0,39$) treten aber in erheblichem Umfang

instationäre Effekte auf (v. Holst und Küchemann, 1941; Hummel und Möllenstädt, 1977), die stationäre Strömungstheorie darf dann nicht mehr angewandt werden.

Die fehlende Korrelation zwischen den kinematischen Parametern, die Auftriebs- und Horizontalkraftänderungen bewirken, ist für die Zeisige sehr vorteilhaft, da hierdurch ihre Manövrierfähigkeit gesteigert wird. So kann der Zeisig z.B. seine Fluggeschwindigkeit erhöhen, ohne gleichzeitig einen Steigflug auszuführen.

Die festgestellten bzw. fehlenden Beziehungen zwischen den kinematischen und aerodynamischen Flugparametern werden z.T. durch Untersuchungen an frei fliegenden Vögeln bestätigt. So wurde die fehlende Korrelation zwischen Flügelschlagfrequenz- und Fluggeschwindigkeitsänderungen beim Rubinkehlkolibri (Greenewalt, 1960), beim Wellensittich (Tucker, 1966), beim Fregattvogel (Schnell, 1974) und bei Anden-Kondor und Türkengeier (McGahan, 1973) nachgewiesen. Bei den beiden Greifvogelarten wurde jedoch eine signifikante Beziehung zwischen der Flügelschlagfrequenz und der Sinkgeschwindigkeit ermittelt (McGahan, 1973). Durch Radaruntersuchungen ziehender Singvögel konnte gezeigt werden, daß die Tiere beim Streckenflug und bei daran anschließendem Steigflug (Höhengewinn/s : 1 - 2 m) ihre Fluggeschwindigkeit konstant halten (Emlen, 1974; Able, 1977). Auch hier fehlt also eine Korrelation zwischen Auf- und Vortrieb.

Im Gegensatz zu den Vögeln wurde bei fixierten Heuschrecken und Bienen festgestellt, daß mit der Flügelschlagfrequenz (f) sowohl Auftrieb (A) als auch Vortrieb

(V) korreliert sind (Gewecke, 1975; Esch, 1976). Dies ist verständlich, da bei diesen Insekten die Flügelbewegung annähernd mit der Auf- und Abbewegung einer dünnen Platte (s.o.) verglichen werden kann.

5.3. Bedeutung der Brustfedern als Luftströmungs-Sinnesorgan

Von allen Witterungsfaktoren hat der Wind den größten Einfluß auf den Zugablauf (Alerstam, 1976). Bei vielen tag- und nachtziehenden Vögeln konnte sowohl durch Sicht- als auch durch Radarbeobachtungen ein Zusammenhang zwischen der Zugintensität und den herrschenden Windbedingungen nachgewiesen werden (Schüz, 1971; Emlen, 1975; Alerstam, 1976; Bruderer, 1977). Vor allem Singvögel ziehen bevorzugt bei Rückenwind bestimmter Stärke (Alerstam, 1976). Nach Drehung der Windrichtung um 180° , d.h. bei plötzlichem Gegenwind, wurde im Bereich des Ärmelkanals mehrfach eine Umkehr der Zugrichtung festgestellt (Schüz, 1971). Die Zughöhe der Vögel richtet sich bei ungestörter Wetterlage vor allem nach den günstigsten Windverhältnissen, denn pro km Höhenzunahme nimmt die Luftströmungsgeschwindigkeit um ca. 5 % zu. Die Vögel wählen auch bei fehlenden optischen Orientierungsmöglichkeiten (z.B. Flug zwischen den Wolken oder nachts) aktiv eine bestimmte bevorzugte Luftströmungsgeschwindigkeit während des Zuges, der sich in Höhen zwischen 100 m und 6000 m über NN abspielt (Bellrose, 1967; Bruderer und

Steidinger, 1972; Emlen, 1975; Bruderer, 1977). Wasservögel legen die ca. 700 km lange Strecke von der Barentsee zur Ostsee nur dann zurück, wenn die Windrichtung annähernd der Zugrichtung entspricht (Bergmann, 1978).

Diese geschilderten Beobachtungen zeigen, daß Zugvögel die Geschwindigkeit und die Richtung des Windes feststellen können, sie müssen also Luftströmungs-Sinnesorgane besitzen.

Für die nicht fliegenden Zeisige konnte auf Grund der Muskelableitungen vom *Musculus extensor metacarpi radialis longus* gezeigt werden, daß dem Vogel eine Information über die Geschwindigkeit der ihn anblasenden Luftströmung vorliegt (Abb. 33). Die Brustfederregion übernimmt bei Zeisigen die Funktion eines Luftströmungs-Sinnesorgans. Je nach Windrichtung und Position des sitzenden Vogels werden die Brustfedern unter verschiedenen Winkeln angeblasen und ausgelenkt. In der Anströmrichtung wirkt außerdem ein von der Anströmgeschwindigkeit abhängiges Turbulenzmuster auf den Vogel ein (Griffin, 1969; Emlen, 1975). Diese Turbulenzen lenken die Federn dynamisch aus. Durch Verrechnung dieses auf Grund der Luftanströmung entstehenden Erregungsmusters (bedingt durch die Federauslenkung, s.u.) dürfte den nicht fliegenden Zeisigen eine Information über die Windgeschwindigkeit und bei gleichzeitiger Verwendung eines Kompaß-Systems (Sonnen-, Stern-, Magnetkompaß) auch über die Windrichtung vorliegen. Da die Zugvögel der gemäßigten Zonen innerhalb eines Zuges (-nacht) mit einer gewissen Konstanz der Luftströmung rechnen dürfen

(Schüz, 1971), können die sitzenden Tiere durch Messung der Windgeschwindigkeit mit den Brustfedern die für den Streckenflug (Zug) günstigsten Luftströmungsbedingungen finden.

Bei turbulenzarmer Luftanströmung werden die Federn mit zunehmender Anströmgeschwindigkeit stärker ausgelenkt (s. Kap. 4.7.). In der Vogelhaut an der Basis der Federn liegen verschiedene Rezeptoren wie Herbstsche Körperchen und freie Nervenendigungen; in den die benachbarten Federbasen verbindenden Muskeln (*Musculus depressor*, *M. erector*; Lucas und Stettenheim, 1972) befinden sich Muskelspindeln. Die statischen Auslenkungen der Federn könnten sowohl eine Erregungsänderung der sensiblen Fasern der Muskelspindeln als auch der freien Nervenendigungen bewirken. Die Herbstschen Körperchen als phasische Rezeptoren werden dagegen bei Dauerauslenkung der Brustfedern nicht erregt (Schwartzkopff, 1973).

Im Gegensatz zum sitzenden Vogel kann der fliegende Vogel mit seinem Luftströmungs-Sinnesorgan nicht die Luftströmungsgeschwindigkeit gegenüber dem stationären Untergrund, sondern nur relativ zu seinem bewegten Körper messen (= Flugeigengeschwindigkeit). Während des Fluges werden die Federn also nicht proportional der erdfesten Luftströmungsgeschwindigkeit, sondern proportional zur Flugeigengeschwindigkeit ausgelenkt.

Der Flug der Kleinvögel ist in der Natur wie auch im fixierten Zustand ungleichförmig. Während eines Flügel-

schlages ändert sich die innere und äußere Kinematik der Flügel kontinuierlich (Bilo, 1971, 1972). Auch der Rumpf bewegt sich ungleichförmig vorwärts (s. Kap. 4.5.1.), da Auftrieb und Vortrieb hauptsächlich während der Abschlagsphase der Flügel erzeugt werden (Herzog, 1968). Durch Hochfrequenz-Filmaufnahmen konnte gezeigt werden, daß die Zeisige sich in der 2. Hälfte des Abschlages um 6 % schneller vorwärts bewegen als während der 1. Hälfte des Abschlages und während des Aufschlages.

Ein in ruhender oder laminarer Luft vorwärts fliegender Vogel wird während der Schlagpausen, in denen er sich auf Grund seines Impulses fortbewegt, laminar angeströmt. Während der Schlagintervalle wird diese laminare Luftströmung jedoch von der durch die schlagenden Flügel erzeugten, periodisch schwankenden Luftströmung überlagert. Hierdurch und auf Grund der Bewegungs- und Beschleunigungsänderungen des Vogels werden viele Federn ständig unterschiedlich stark ausgelenkt. Die Auslenkung der Federn kann von den in der Haut liegenden Rezeptoren (s.o.), hier vor allem den phasisch reagierenden Herbstschen Körperchen, die an der Basis der Federfollikel liegen, registriert werden. Bereits Will (1850) stellte bei seinen Untersuchungen zur Verteilung der Herbstschen Körperchen im Vogelkörper fest, daß die meisten dieser Mechanorezeptoren an den Konturfedern der Brust, den Schwanzfedern und den Schwungfedern zu finden sind. An den Gelenken und zwischen den Muskeln des Vogelkörpers konnten sie ebenfalls in großer Zahl nachgewiesen werden (Rauber, 1865).

Die Funktion der an den Federbasen gelegenen Herbstschen Körperchen konnte bisher nicht erkannt werden, es wurde jedoch vermutet, daß sie als Rezeptoren bei der Flugkontrolle dienen (Dorward, 1970; Schwartzkopff, 1973).

Die in der vorliegenden Arbeit geschilderten Versuche zeigen, daß bei den Zeisigen die Brustfedern gemeinsam mit an deren Basis liegenden Nervenzellen als Luftströmungs-Sinnesorgan fungieren, das zur Flugkontrolle verwendet wird. Die Federn selbst sind nicht innerviert und dienen als reizleitender Apparat. Die rhythmischen Bewegungen der Federn dürften der adäquate Reiz für die Herbstschen Körperchen an den Federbasen sein. In Abhängigkeit von der Flugeigengeschwindigkeit ändert sich die Auslenkung der Brustfedern (Abb. 31), deshalb wird sich vermutlich auch die Amplitude der im Rhythmus der Flügelschlagfrequenz schwingenden Federn in Abhängigkeit von der Anströmgeschwindigkeit ändern. Es müßte sich also bei jeder Flugeigengeschwindigkeit ein charakteristisches Erregungsmuster ergeben.

Die turbulente Luftanströmung der Brustfederregion hat sowohl eine stimulierende Wirkung auf die Flugauslösung (s. Kap. 4.1.) als auch auf die Reaktionszeit beim Senkreflex. Die mit turbulenter Luft von unten angeblasenen Zeisige öffnen nach Verkleben der Brustfederregion die Flügel um 15 % später als bei unverklebter Brust.

Da die fixierten Zeisige unter den Versuchsbedingungen offensichtlich optisch nicht feststellen können, daß sie sich beim Flug nicht vorwärts bewegen, könnte der fi-

xierte Flug durch die Auslenkung der Brustfedern (z.B. auf Grund der Luftturbulenzstimulation) und der dadurch bedingten Reizung der Herbstschen Körperchen, freien Nervenendigungen und Muskelspindeln ausgelöst werden. Die phasisch reagierenden Herbstschen Körperchen antworten bereits auf Schwingungsfrequenzen von 20 Hz (Munger, 1971).

Bei Anströmgeschwindigkeiten unter 4 m/s stellen die fixierten Zeisige den Flug ein. Auch bei den Summenpotentialableitungen vom *Musculus extensor metacarpi radialis longus* (Abb. 8) konnte erst bei einer Anströmgeschwindigkeit von 4 m/s ein deutlicher Frequenzanstieg der Muskelpotentiale festgestellt werden (Abb. 33). Bei $V_A = 2$ m/s konnten keine Potentiale nach Windreizung abgeleitet werden und bei $V_A = 3$ m/s war die Impulsfrequenz sehr gering. Vermutlich wird der Flug erst dann aufrechterhalten, wenn die durch die Luftströmung ausgelenkten Federn (Abb. 31) eine bestimmte Auslenkungsschwelle überschritten haben. Da aber auch bei verklebten Brustfedern der Flug nach Abschalten der Luftanströmung eingestellt wird, ist anzunehmen, daß für die Aufrechterhaltung des Fluges nicht nur die Brustfederregion, sondern auch noch ein weiterer strömungssensitiver Bereich (z.B. am Flügel) existiert.

Durch Verkleben der Brustfedern ändert sich ihr Schwingungsverhalten, die Schwingungsamplitude wird verkleinert (möglicherweise bis auf Null). Das Flugmuster der fixierten Zeisige ändert sich gegenüber dem bei unverklebten Brustfedern: die Dauer der Schlagpausen verringert sich, und die

Anzahl und Dauer der Schlagintervalle nimmt zu (Kap.4.7.). Der prozentuale Schlagintervallanteil an der Gesamtflugzeit wird also größer, der Flug wird energieverbrauchender.

Das komplexe Luftströmungs-Sinnesorgan, die Brustfederregion, hat also zwei verschiedene Aufgaben. Zum einen wird durch dessen Reizung der Flug ausgelöst, und zum anderen scheint es der Fühler eines negativen Rückkopplungsmechanismus zu sein, durch den ein unökonomisches Flugverhalten verhindert wird.

Diese Doppelfunktion der Brustfedern kann wie folgt gedeutet werden: bei der Flugauslösung befindet sich der fixierte Vogel in der Ruhe, durch die Auslenkung der Brustfedern (z.B. durch Anströmung mit turbulenter Luft) werden die an den Federbasen gelegenen Rezeptoren gereizt, der Vogel gerät bei fehlender optischer Information in Flugstimmung. Fliegt der fixierte Vogel dann in der Luftströmung des Windkanals, so wird das Bogenflugmuster vermutlich durch einen zentralnervösen Oszillator gesteuert und aufrecht erhalten, der jedoch durch sensorische Informationen beeinflusst werden kann. Der fliegende Vogel befindet sich nun in einer völlig anderen Disposition als vor dem Flug. Die von der Brustfederregion zentralwärts laufende Erregung könnte deshalb beim fliegenden Vogel anders verrechnet werden als beim nicht fliegenden Vogel. Hierauf könnte die Doppelfunktion der Brustfedern für den Flug beruhen.

Die Brustfederregion der Zeisige hat eine analoge Funktion für die Flugsteuerung wie die Antennen der Heu-

schrecken (Gewecke, 1974, 1975). Diese Insekten und die Zeisige als Zugvögel (Eriksson, 1970) führen regelmäßig großräumige Wanderbewegungen durch. Hierbei ist ein Flugverhalten sinnvoll, bei dem der Energieverbrauch pro Flugstrecke minimal ist. Bei verschiedenen Vögeln konnte gezeigt werden, daß die für den Flug benötigte Energie eine U-förmige Abhängigkeit von der Flugeigengeschwindigkeit zeigt (Pennycuick, 1968; Tucker, 1968; Greenewalt, 1975). Ein Vogel, der mit der Geschwindigkeit fliegt, bei der die benötigte Energie ihr Minimum hat, würde mit einer bestimmten Energiemenge (Depotfett) die größte Entfernung zurücklegen, wenn auch nicht in der kürzesten Zeit.

Für Langstreckenzieher, zu denen auch die Zeisige gehören, ist ein energiesparendes Flugverhalten sehr vorteilhaft, zumal die Energiereserven der Kleinvögel nur gering sind. Die Einstellung und Einhaltung einer günstigen Flugeigengeschwindigkeit ist durch den Einsatz von Luftströmungs-Sinnesorganen möglich, die kontrollieren, daß das Flugverhalten der Zeisige energiesparend bleibt.

Die deutliche Bevorzugung von Rückenwind während des Zuges ist ebenfalls im Sinne der Energieeinsparung zu interpretieren, denn dadurch kann ein Vogel bei gleicher Flugeigengeschwindigkeit, also gleichem Energieverbrauch, in einer bestimmten Zeit eine längere Strecke zurücklegen.

6. Literaturverzeichnis

- Able, K.P.: The flight behaviour of individual passerine nocturnal migrants: a tracking radar study. Anim. Behav. 25, 924 - 935 (1977)
- Alerstam, T.: Bird migration in relation to wind and topography. Thesis. Lund (1976)
- Basmajian, J.V.: Electromyography comes of age. Science 176, 603 - 609 (1972)
- Bässler, U.: Versuche zur Orientierung der Stechmücken: Die Schwarmbildung und die Bedeutung des Johnstonschen Organs. Z. vergl. Physiol. 41, 300 - 330 (1958)
- Bellrose, F.: Radar in orientation research. Proc. 14th Int. Orn. Congr., Oxford 1966, 281 - 309 (1967)
- Bergman, G.: Effects of wind conditions on the autumn migration of waterfowl between the White Sea area and the Baltic region. Oikos 30, 393 - 397 (1978)
- Bilo, D.: Untersuchungen über die Flugbiophysik von Kleinvögeln (unter Anwendung der Hochfrequenz-Stereokinematographie und der Windkanaltechnik). Inaug.-Diss., München (1969)
- Bilo, D.: Flugbiophysik von Kleinvögeln. I. Kinematik und Aerodynamik des Flügelabschlages beim Haussperling (*Passer domesticus* L.). Z. vergl. Physiol. 71, 382 - 454 (1971)
- Bilo, D.: Flugbiophysik von Kleinvögeln. II. Kinematik und Aerodynamik des Flügelaufschlages beim Haussperling (*Passer domesticus* L.). Z. vergl. Physiol. 76, 426 - 437 (1972)
- Bilo, D., Bilo, A.: Wind stimuli control vestibular and optokinetic reflexes in the pigeon. Naturwiss. 65, 161 - 162 (1978)

- Brown, H.J.: The flight of birds. II. Wing function in relation to flight speed. J. exp. Biol. 30, 90 - 103 (1953)
- Bruderer, B.: Beitrag der Radar-Ornithologie zu Fragen der Orientierung, der Zugphysiologie und der Umweltabhängigkeit des Vogelzuges. Vogelwarte 29, Sonderheft, 83 - 91 (1977)
- Bruderer, B., Steidinger, P.: Methods of quantitative and qualitative analysis of bird migration with a tracking radar. In: Animal orientation and navigation, NASA SP - 262 (Galler, S.R., et al. eds.), U.S. Gov. Print. Off., Washington, 151 - 167 (1972)
- Bruderer, B., Winkler, R.: Vogelzug in den Schweiz Alpen. Angew. Ornith. 5, 32 - 55 (1976)
- Burkhardt, D., Schneider, G.: Die Antennen von Callithora als Anzeiger der Fluggeschwindigkeit. Z. Naturforsch. 12b, 139 - 143 (1957)
- Butler, P.J., West, N.H., Jones, D.R.: Respiratory and cardiovascular responses of the pigeon to sustained, level flight in a wind-tunnel. J. exp. Biol. 71, 17 - 26 (1977)
- Csicsáky, M.: Aerodynamische und ballistische Untersuchungen an Kleinvögeln. Inaug.-Diss., Hamburg (1977)
- Dathe, H.: Über die Schreckmauser. J. Orn. 96, 5 - 10 (1955)
- Demoll, R.: Die Flugbewegungen bei großen und kleinen Vögeln. Z. Biol. 90, 199 - 230 (1930)
- Dorward, P.K.: Response patterns of cutaneous mechanoreceptors in the domestic duck. Comp. Biochem. Physiol. 35, 729 - 735 (1970)
- Dubs, F.: Aerodynamik der reinen Unterschallströmung. 2. Aufl. Basel - Stuttgart: Birkhäuser (1966)

- Emlen, S.T.: Problems in identifying bird species by radar signature analyses: intra-specific variability. Proc. Conf. Biol. Aspects Bird-Aircraft Collision Problem (Clemson University), 509 - 524 (1974)
- Emlen, S.T.: Migration: Orientation and navigation. In: Avian Biology V. (Farner, D.S., King, J.R., eds.) p. 129 - 219. New York - San Francisco - London: Academic Press (1975)
- Eriksson, K.: The autumn migration and wintering ecology of the siskin , *Carduelis spinus*. Orn. Fenn. 47, 52 - 68 (1970)
- Esch, H.: Body temperature and flight performance of honey bees in a servo-mechanically controlled wind tunnel. J. comp. Physiol. 109, 265 - 277 (1976)
- Esch, H., Nachtigall, W., Kogge, St.N.: Correlations between aerodynamic output, electrical activity in the indirect flight muscles and wing positions of bees flying in a servomechanically controlled wind tunnel. J. comp. Physiol. 100, 147 - 159 (1975)
- Gewecke, M.: Die Wirkung von Luftströmung auf die Antennen und das Flugverhalten der Blauen Schmeißfliege (*Calliphora erythrocephala*). Z. vergl. Physiol. 54, 121 - 164 (1967)
- Gewecke, M.: Die Regelung der Fluggeschwindigkeit bei Heuschrecken und ihre Bedeutung für die Wanderflüge. Verh. dtsch. Zool. Ges. 65, 247 - 250 (1972 a)
- Gewecke, M.: Antennen und Stirn-Scheitelhaare von *Locusta migratoria* L. als Luftströmungs-Sinnesorgane bei der Flugsteuerung. J. comp. Physiol. 80, 57 - 94 (1972 b)
- Gewecke, M.: The antennae of insects as air- current sense organs and their relationship to the control of flight. In: Experimental analysis of insect behaviour (Barton Browne, L., ed.), p. 100 - 113. Berlin - Heidelberg - New York: Springer (1974)

- Gewecke, M.: The influence of the air-current sense organs on the flight behaviour of *Locusta migratoria*. J. comp. Physiol. 103, 79 - 95 (1975)
- Gewecke, M., Heinzel, H.-G., Philippen, J.: Role of antennae of the dragonfly *Orthetrum cancellatum* in flight control. Nature (London) 249, 584 - 585 (1974)
- Götz, K.G.: Flight control in *Drosophila* by visual perception of motion. Kybernetik 4, 199 - 208 (1968)
- Greenewalt, C.H.: The wings of insects and birds as mechanical oscillators. Proc. Amer. Phil. Soc. 104, 605 - 611 (1960)
- Greenewalt, C.H.: The flight of birds. Trans. Amer. Phil. Soc. 65, 1 - 67 (1975)
- Griffin, D.R.: The physiology and geophysics of bird navigation. Quart. Rev. Biol. 44, 255 - 276 (1969)
- Groebbels, F.: Der Vogel als automatisch sich steuerndes Flugzeug. Naturwiss. 46, 890 - 893 (1929)
- Hagiwara, S., Chichibu, S., Simpson, N.: Neuromuscular mechanisms of wing beat in hummingbirds. Z. vergl. Physiol. 60, 209 - 218 (1968)
- Heinzel, H.-G.: Aerodynamische, mechanische und elektrophysiologische Untersuchung der Heuschreckenantenne als Luftströmungs-Sinnesorgan. Inaug.-Diss., Düsseldorf (1978)
- Heran, H.: Wahrnehmung und Regelung der Flugeigengeschwindigkeit bei *Apis mellifica* L. Z. vergl. Physiol. 42, 103 - 163 (1959)
- Heran, H.: Der Insektenflug und seine nervöse Steuerung. Naturwiss. Rundschau 22, 1 - 8 (1969)
- Herzog, K.: Anatomie und Flugbiologie der Vögel. Stuttgart: Gustav Fischer (1968)
- Hollick, F.S.J.: The flight of the dipterous fly *Muscina stabulans* Fallén. Phil. Trans. B 230, 357 - 390 (1940)

- v. Holst, E.: Über "künstliche Vögel" als Mittel zum Studium des Vogelfluges. J. Orn. 91, 406 - 447 (1943)
- v. Holst, E., Klüchemann, D.: Biologische und aerodynamische Probleme des Tierflugs. Naturwiss. 29, 348 - 362 (1941)
- Hummel, D., Möllenstädt, W.: On the calculation of the aerodynamic forces acting on a house sparrow (*Passer domesticus* L.) during downstroke by means of aerodynamic theory. Fortschr. Zool. 24, 235 - 256 (1977)
- Huth, H.-H., Burkhardt, D.: Der spektrale Sehbereich eines Violettohr-Kolibris. Naturwiss. 59, 650 (1972)
- Jensen, M.: Biology and physics of locust flight. III. The aerodynamics of locust flight. Phil. Trans. B 239, 511 - 552 (1956)
- Johnson, B.: Function of the antennae of aphids during flight. Aust. J. Sci. 18, 199 - 200 (1956)
- Kipp, F.A.: Der wellenförmige Flug der Kleinvögel. Vogelwarte 15, 233 - 235 (1950)
- Koch, U.T.: A miniature movement detector applied to recording of wingbeat in *Locusta*. Fortschr. Zool. 24, 327 - 332 (1977)
- Lilienthal, O.: Der Vogelflug als Grundlage der Fliegekunst. Berlin: R. Gaertners Verlagsbuchhandlung (1889)
- Lucas, A.M., Stettenheim, P.R.: Avian Anatomy. II. Integument. Washington: U.S. Government Printing Office (1972)
- Lorenz, K.: Beobachtetes über das Fliegen der Vögel und über die Beziehung der Flügel- und Steuerform zur Art des Fliegens. J. Orn. 81, 107 - 236 (1933)

- Marey, E.J.: Physiologie du mouvement. Le vol des oiseaux. Paris: G. Masson (1890)
- McGahan, J.: Flapping flight of the Andean Condor in nature. J. Exp. Biol. 58, 239 - 253 (1973)
- Munger, B.L.: Patterns of organization of peripheral sensory receptors. In: Handbook of Sensory Physiology (Autrum, H., et al., eds.), p. 523 - 556. Berlin - Heidelberg - New York: Springer (1971)
- Nachtigall, W.: Die Kinematik der Schlagflügelbewegungen von Dipteren. Methodische und analytische Grundlagen zur Biophysik des Insektenflugs. Z. vergl. Physiol. 52, 155 - 211 (1966)
- Nachtigall, W.: Bemerkungen über zweidimensionale Hochfrequenzaufnahmen fliegender Vögel und über Zeitlupen-Reihenbilder von A. Piskorsch. J. Orn. 113, 427 - 434 (1972)
- Nachtigall, W.: Geschichte der Erforschung des Vogelflugs von der Renaissance bis zur Gegenwart. J. Orn. 114, 283 - 304 (1973)
- Nachtigall, W.: Biophysik des Tierflugs. Rhein. Westf. Akad. d. Wiss. N 236, 73 - 152 (1974)
- Nachtigall, W., Kempf, B.: Vergleichende Untersuchungen zur flugbiologischen Funktion des Daumenfittichs (*Alula spuria*) bei Vögeln. I. Der Daumenfittich als Hochauftriebserzeuger. Z. vergl. Physiol. 71, 326 - 341 (1971)
- Niehaus, M.: Die Konstruktion der Antennen des Kleinen Fuchs (*Aglaia urticae* L., Insecta, Lepidoptera) und deren Funktion bei der Flugsteuerung. Diplomarbeit, Düsseldorf (1976)
- Norberg, U.M.: Hovering flight in the pied flycatcher

- (*Ficedula hypoleuca*). In: Swimming and flying in nature, Vol. II (Wu, T.Y.-T., Brokaw, C.J., Brennen, C., eds.), p. 869 - 881. New York: Plenum Publishing Corporation (1975)
- Oehme, H.: Untersuchungen über Flug und Flügelbau von Kleinvögeln. J. Orn. 100, 363 - 396 (1959)
- Oehme, H.: Flug und Flügel von Star und Amsel. Biol. Zbl. 82, 413 - 454 (1963)
- Oehme, H.: Der Flug des Fahnendrongs (*Dicrurus macrocercus*). J. Orn. 106, 190 - 203 (1965)
- Oehme, H.: Der Rüttelflug des Gartenrotschwanzes (*Phoenicurus phoenicurus*). Beitr. Vogelkd. 15, 417 - 433 (1970)
- Oehme, H., Kitzler, U.: Über die Kinematik des Flügelschlages beim unbeschleunigten Horizontalflug. (Untersuchungen zur Flugbiophysik und Flugphysiologie der Vögel I). Zool. Jb. Physiol. 78, 461 - 512 (1974)
- Pennycuik, C.J.: Power requirements for horizontal flight in the pigeon *Columba livia*. J. Exp. Biol. 49, 527-555 (1968)
- Philippen, J.: Steuerung der Flugrichtung durch Luftströmungs-Sinnesorgane bei der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria*. Diplomarbeit, Düsseldorf (1975)
- Prandtl, L., Oswatitsch, K., Wieghardt, K.: Führer durch die Strömungslehre. Braunschweig: Friedr. Vieweg & Sohn (1969)
- Rauber, F.: Vatersche Körperchen der Bänder und Periostnerven. Neustadt a.H. (1865), zit. nach Schwartzkopff, J.: Z. vergl. Physiol. 31, 527 - 608 (1949)
- Rüppell, G.: Flugmanöver des Gartenrotschwanzes (*Phoenicurus phoenicurus* L.). Z. vergl. Physiol. 71, 190 - 200 (1971)

- Rüppell, G.: *Phoenicurus phoenicurus* (Turdidae): Flugmanöver. Begleittext zum Film E 1844, *Encyclopaedia Cinematographica*, Göttingen (1972)
- Rüppell, G.: *Vogelflug*. München: Kindler (1975)
- Sachs, L.: *Angewandte Statistik*. Berlin: Springer (1974)
- Schlichte, H.-J.: Untersuchungen über die Bedeutung optischer Parameter für das Heimkehrverhalten der Brieftaube. *Z. Tierpsychol.* 32, 257 - 280 (1973)
- Schnell, G.D.: Flight speeds and wingbeat frequencies of the magnificent frigatebird. *Auk* 91, 564 - 570 (1974)
- Schüz, E.: *Grundriß der Vogelzugskunde*. Hamburg - Berlin: Paul Parey (1971)
- Schwartzkopff, J.: Physiologie der höheren Sinne bei Säugern und Vögeln. *J. Orn.* 101, 61 - 91 (1960)
- Schwartzkopff, J.: Mechanoreception. In: *Avian Biology III* (Farner, D.S., King, J.R., eds.), p. 417 - 477
New York - London: Academic Press (1973)
- Stolpe, M., Zimmer, K.: Physikalische Grundlagen des Vogelfluges. *J. Orn.* 85, 147 - 164 (1937)
- Stolpe, M., Zimmer, K.: Der Schwirrflug des Kolibris im Zeitlupenfilm. *J. Orn.* 87, 136 - 155 (1939)
- Tucker, V.A.: Oxygen consumption of a flying bird. *Science* 154, 150 - 151 (1966)
- Tucker, V.A.: Respiratory exchange and evaporative water loss in the flying budgerigar. *J. Exp. Biol.* 48, 67 - 87 (1968)
- Vogel, S.: Flight in *Drosophila*. I. Flight performance of the tethered flies. *J. Exp. Biol.* 44, 567 - 578 (1966)
- Wallis, A.W., Roberts, H.V.: *Methoden der Statistik*. Hamburg: Rowohlt (1960)
- Weis-Fogh, T.: *Biology and physics of locust flight*.

- II. Flight performance of the desert locust
(*Schistocerca gregaria*). Phil. Trans. B 239, 459 -
510 (1956)
- Will, S.: Einige Bemerkungen über die Vaterschen Körper-
chen der Vögel. S. Ber. Akad. Wiss. 4, 213 -
225 (1850)
- Wille, R.: Beiträge zur Phänomenologie der Freistrahlen.
Z. Flugwiss. 11, 222 - 233 (1963)
- Williams, T.C., Teal, J.M.: The flight of blindfolded
birds. Bird-Banding 44, 102 - 109 (1973)
- Wilson, D.M.: The nervous control of insect flight and
related behaviour. Advanc. Insect Physiol. 5, 289 -
338 (1968)
- Withers, P.C., Timko, P.L.: The significance of ground
effect to the aerodynamic cost of flight and
energetics of the black skimmer (*Rhyncops nigra*).
J. exp. Biol. 70, 13 - 26 (1977)
- Zarnack, W.: Flugbiophysik der Wanderheuschrecke (*Locusta
migratoria* L.). I. Die Bewegung der Vorderflügel.
J. comp. Physiol. 78, 356 - 395 (1972)
- Zarnack, W., Möhl, B.: Activity of the direct downstroke
flight muscles of *Locusta migratoria* (L.) during
steering behaviour in flight. J. comp. Physiol. 118,
215 - 233 (1977)
- Zimmer, K.: Der Flug des Nektarvogels (*Cinnyris*).
J. Orn. 91, 371 - 387 (1943)

Danksagung

Herrn Prof. Dr. M. Gewecke danke ich für die Überlassung des Themas, für die mir gewährte Unterstützung und für zahlreiche Diskussionen. Für den zur Verfügung gestellten Arbeitsplatz und für Diskussionen möchte ich Herrn Prof. Dr. G. Schneider danken. Herrn Prof. Dr. D. Bilo (Zoologisches Institut, Universität Saarbrücken) danke ich für Diskussionen und für die Berechnung der Windkanaldüse. Die Herren Dr. U. Koch (MPI für Verhaltensphysiologie, Seewiesen) und Dr. W. Zarnack (Zoologisches Institut, Universität Saarbrücken) berieten mich freundlicherweise bezüglich der Anwendungsweise der Miniatur-Bewegungsdetektoren. Herrn Dr. O. Richter (Institut für Medizinische Statistik und Biomathematik, Universität Düsseldorf) danke ich für seine Beratung bei statistischen Problemen. Herr Dipl. Biol. M. Spüler überließ mir freundlicherweise die von ihm konzipierte Schaltung zur Ermittlung des Gesamtauftriebs. Herrn Ing. (grad.) W. Müller danke ich für den Bau einiger elektronischer Geräte. Den Herren Beckmann, Dambrowski, Larcher und Rohloff bin ich für ihre Mithilfe beim Bau des Windkanals zu Dank verpflichtet. Die grafischen Darstellungen wurden freundlicherweise von Herrn Biotechniker E. Friedrich angefertigt. Der Beringungsstation Schönholz in Hilden danke ich für den Fang der Zeisige. Frau Dipl. Biol. M. Niehaus und Herrn Dr. H.G. Heinzel danke ich für Diskussionen und die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Die Untersuchungen wurden z.T. mit Mitteln unterstützt, die die Deutsche Forschungsgemeinschaft Herrn Prof. Dr. M. Gewecke (Ge 249) zur Verfügung gestellt hat.

Lebenslauf

Am 29. August 1951 wurde ich, Martin Woike, in Haan als erstes Kind des Studiendirektors Dr. Siegfried Woike und seiner Ehefrau Magdalene, geborene Stöcker, geboren.

Von 1958 bis 1962 besuchte ich die Evangelische Schule zum Diek in Haan, anschließend das Helmholtz-Gymnasium in Hilden, wo ich am 8. Juni 1970 die Reifeprüfung ablegte. Im Oktober des gleichen Jahres begann ich an der Universität Düsseldorf das Biologiestudium. Hier absolvierte ich am 7. Mai 1976 die Diplom-Hauptprüfung in Biologie (Hauptfach: Zoologie, Nebenfächer: Ökologie, Physik).

Am 28. Juni 1978 heiratete ich die Studienrätin z.A. Renate Schmitz.

Vom 1. August 1976 bis zum 30. September 1978 war ich am Zoologischen Institut der Universität Düsseldorf als Wissenschaftlicher Mitarbeiter bei Herrn Prof. Dr. M. Gewecke im Rahmen des DFG Schwerpunktprogramms "Neurale Mechanismen des Verhaltens" angestellt. Parallel zu dieser Tätigkeit fertigte ich die hier vorgelegte Dissertation an. Am 1. Oktober 1978 wechselte ich zur Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung NW in Recklinghausen über, wo ich das Fachgebiet "Biotopmanagement" übernahm.

